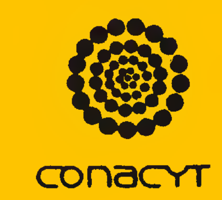
ISSN 0187-7151



ACTA BOTANICA MEXICANA

núm. 41 Diciembre 1997

Instituto de Ecología A.C.



Acta Botánica Mexicana (1997), 41:1-8

NOTAS NOMENCLATURALES SOBRE IRIDACEAE[1]

ADOLFO ESPEJO SERNA

Y

ANA ROSA LOPEZ-FERRARI

Herbario Metropolitano
Departamento de Biología, C.B.S.
Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa
Apartado postal 55-535
09340 México, D.F.
e mail: aes@xanum.uam.mx

RESUMEN

Se aclara la situación nomenclatural de *T. vanhouttei* (Baker) Espejo & López-Ferrari, *T. augusta* Drapiez y *T. violacea* Schiede ex Schltdl. y se proponen nuevas combinaciones en *Sisyrinchium*.

ABSTRACT

The nomenclatural status of *T. vanhouttei* (Baker) Espejo & López-Ferrari, *T. augusta* Drapiez, and *T. violacea* Schiede ex Schltdl. is clarified. New combinations in *Sisyrinchium* are proposed.

Al adelantar los estudios correspondientes a la familia Iridaceae para la Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, para la Flora de Veracruz y para el listado definitivo del volumen respectivo de Las Monocotiledóneas Mexicanas, una Sinopsis Florística, nos encontramos con diversos problemas taxonómicos y/o nomenclaturales. Con el propósito de resolver algunos de ellos presentamos las siguientes notas.

1. Los nombres *Tigridia vanhouttei* Roezl y *T. houttei* Roezl fueron usados originalmente por Louis van Houtte en 1875 en una pequeña nota aparecida en el número 21 de la revista Flore des Serres et des Jardins de l'Europe. El primero de ellos aparece textualmente como "TIGRIDIA? VAN HOUTTEI Roezl" en el pie de figura de la lámina 2174 (pág. 48), en tanto que el segundo se encuentra como "TIGRIDIA HOUTTEI B. Roezl" encabezando la nota propiamente dicha (pág. 49) la cual consta de apenas nueve renglones (Apéndice 1) en los que se explica que la especie fue cultivada en Europa a

[1] Trabajo parcialmente realizado con apoyo de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

partir de semillas enviadas por B. Roezl, quien las recolectó "sur le mont Istapalapa" (Cerro de la Estrella), pero no se proporciona ninguna descripción o diagnosis de la especie. Por lo tanto y de acuerdo con los artículos 32 y 36 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 1994), ninguno de los dos nombres se encuentra válidamente publicado. El primero de ellos incluso aparece con un signo de interrrogación (?) intermedio. Probablemente por esta razón en el Index Kewensis el nombre que se acepta como bueno es el segundo (*T. houttei*), aunque el más conocido y utilizado es el primero (*T. vanhouttei*).

Klatt (1882) transfiere el epíteto al género *Beatonia*, pero no valida el nombre, ya que no proporciona descripción alguna. Posteriormente Baker (1892) publica válidamente el epíteto *van-houttei* bajo el género *Hydrotaenia*, dando una descripción completa basada en el material original proporcionado por van Houtte.

En el herbario de los reales jardínes botánicos de Kew (K), se encuentra un pliego que en su parte izquierda superior presenta un sobre conteniendo una flor seca, así como una carta de L. van Houtte dirigida a J. G. Baker, en donde se señala: "I beg only to send ... a bulb of the so called *Tigridia vanHouttei* by Roezl - and I enclose the flower of the same. The leaves are ...", lo que nos permite concluir que dicho material fue el que envió van Houtte y en el cual Baker basó su descripción. Por lo tanto y de acuerdo con el artículo 9.1 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 1994), la flor contenida en el sobre es el holotipo de *Hydrotaenia vanhouttei* Baker.

En su revisión del género *Tigridia* para México y Centroamérica, Molseed (1970) reseña parcialmente la situación anterior. Sin embargo y sin justificarlo adecuadamente, designa un neotipo para el nombre (C. G. Pringle 4490), lo cual resulta superfluo ya que como se mencionó antes existe el holotipo. Cabe señalar que el mismo pliego en el que se encuentra el material original, tiene montado en la parte derecha un duplicado del supuesto neotipo designado por Molseed.

Dado lo anteriormente expuesto el nombre y la sinonimia correctos de esta especie son:

Tigridia vanhouttei (Baker) Espejo & López-Ferrari, comb. nov. Basiónimo: *Hydrotaenia vanhouttei* Baker, Handb. Irid. 69-70. 1892, "*van-Houttei*". *Tigridia? vanhouttei* Roezl ex van Houtte, Fl. Serres 21: t. 2174. 1875, nomen nudum. *Tigridia houttei* Roezl ex van Houtte, Fl. Serres 21: 49. 1875, *nomen nudum*. *Beatonia houttei* (Roezl ex van Houtte) Klatt, Abh. Naturf. Ges. Halle 15: 369. 1882, *nomen nudum*. Tipo: Flor enviada por L. van Houtte a J. G. Baker, obtenida de plantas cultivadas en Gante, Bélgica (Holotipo: K! flor en el sobre de la esquina superior izquierda del pliego).

Material examinado: Distrito Federal: delegación Tláhuac, 2 km al NW de San Francisco Tlaltenango, ladera S-SE del cerro Santa Catarina, *J. García 1669* (CHAP, MICH, XAL); delegación Tláhuac, vertiente E del cerro de Santa Catarina, cerca de Santa Catarina, *J. Rzedowski 26053* (MICH); delegación Iztapalapa, on north and east sides of Cerro de Estrella, *E. Molseed 113* (MICH); delegación Iztapalpa, among ledges, Cerro de Iztapalapa "Ixtapalapa", 13.VIII.1893, *C. G. Pringle 4490* (BM, F, K, M, MEXU, MO, MSC, NY, P, UC, US, VT); delegación G. A. Madero, Sierra de Guadalupe, 2 km al N de Cuautepec, *S. Moreno 317* (MICH). México: 1 km sobre la desviación a Acozac, carretera México-Ixtapaluca, *M. Flores C.* y *F. Riveros 455* (UAMIZ); municipio de Huehuetoca, Cerro Ahumada, cerca del Rancho Nuevo, 4 km al N de Huehuetoca, *J. Rzedowski 28401* (MICH); 22 km al NE de

Texcoco, sobre la carretera a Calpulalpan, *J. Rzedowski 28520* (MICH); San Nicolás Tlamincas, *A. Ventura A. 1362* (XAL); La Colmena, *A. Ventura A. 4014* (XAL); Molino de Flores, *A. Ventura A. 4062* (MICH, XAL). Querétaro: alrededores del Derramadero, *J. Rzedowski 50062* (XAL). Tlaxcala: ca. 12 km al W de Calpulalpan, 1.4 km antes del límite con el estado de México, *J. Ceja, A. Espejo* y *A. R. López Ferrari 56* (UAMIZ); municipio de Santa Cruz Tlaxcala, vicinity of San Bernabé Amaxac, *E. Hernández X. 350* (MICH).

T. vanhouttei tiene una amplia distribución en la región central de México, donde se conoce de los estados de Puebla, México, Morelos, Hidalgo, Guanajuato, Querétaro, Tlaxcala y del Distrito Federal, habitando pastizales en bosques de encino, de encino-pino y de pino y matorrales xerófilos a elevaciones que van de los 2100 a los 2900 m. Aparentemente se ve favorecida por el disturbio ya que es común hallarla también en campos de cultivo y como ruderal. La especie pertenece al subgénero *Hydrotaenia* sensu Molseed (1970) constituido por 18 especies, de las 29 que tiene el género (Espejo y López-Ferrari, 1996a, 1996b).

2. Durante mucho tiempo, el nombre *T. violacea*, publicado por Schlechtendal en 1838, se ha usado comúnmente para designar a una especie que habita a lo largo del Eje Neovolcánico Transmexicano. Sin embargo, el examen de la literatura nos permitió percatarnos de que este nombre ha sido incorrectamente utilizado, ya que existe un binomio previamente asignado a este taxon.

Drapiez (1832) describió *T. augusta* a partir de plantas obtenidas de semillas colectadas por Vicente Cervantes procedentes de México. La amplia descripción que acompaña a este nombre (Apéndice 2), junto con la lámina que la ilustra, no dejan lugar a dudas sobre la identidad de la misma con *T. violacea*. El Dr. Paul Bamps, curador del herbario de Bruselas, tuvo la amabilidad de comunicarnos que los registros del jardín de la Real Sociedad de Horticultura indican que en efecto *T. augusta* fue cultivada ahí en 1832, pero que desafortunadamente no se conservó material herborizado. En consecuencia la lámina que acompaña al protólogo puede considerarse como tipo del nombre.

Por lo tanto el nombre y la sinonimia correctos para esta especie son:

Tigridia augusta Drapiez, in van Geel, Sert. Botanicum 4: t. 131 1832. Tipo: De plantas cultivadas en Bruselas, a partir de semillas colectadas por *V. Cervantes* procedentes de México. Lectotipo (aquí designado); lámina 131 de Sertum Botanicum 4. 1832.

Tigridia violacea Schiede ex Schltdl., Allg. Gartenzeitung 6: 233. 1838. *Beatonia purpurea* Herb., Bot. Mag. 66: t. 3779. 1840. Tipo: Floruit apud dom. T. Harris ex ditione Mexicana allata, curante hortulano perito D. Beaton. Vivam. inspexi. (Neotipo (Molseed, 1970): México, Tultenango, 13.VII.1901, *C. Pringle s. n.* (VT!)) syn. nov.

Material examinado: Michoacán: municipio de Zinapécuaro, Llano Largo, cerca de Los Azufres, *H. Díaz Barriga 3930* (IEB, UAMIZ); municipio de Morelia, 1 km después de la desviación a San José de Coapa, sobre la carretera Pátzcuaro-Morelia, *M. Flores, A. Espejo, A. R. López Ferrari* y *H. Díaz Barriga 442* (UAMIZ); on highway 10 just east of El Fresno, below turnoff from highway 15, *E. Molseed 440* (MICH). Puebla?: 18 km en route to Morelia (from Puebla), *H. M. Chute M-171* (MICH). México: alrededores de la presa de

La Concepción, 8 km al WSW de Tepotzotlán, *J. Rzedowski 16788* (MICH); municipio de Tepozotlán, alrededores de la presa de La Concepción, *J. Rzedowski 38404* (XAL). Jalisco: municipio de Tapalpa, 19 km al SW de la desviación a Lagunillas, de la carretera Tapalpa-Guadalajara, rancho abandonado cerca de El Salto, Río Jiquilpan, *E. Lott et al. 369* (MICH); municipio de Autlán, 5 km al S de Ahuacapan, *E. Lott* y *J. Magallanes 451* (MICH).

T. augusta se distribuye en la parte central de México en los estados de Guanajuato, Jalisco, México, Michoacán, Puebla y Zacatecas. Habita preferentemente en llanos y lugares soleados y expuestos, entre los 1900 y los 3000 m de altitud. La especie pertenece al subgénero *Tigridia* sensu Molseed (1970) constituido por 11 especies, de las 29 que tiene el género (Espejo y López-Ferrari, 1996a, 1996b).

Cabe mencionar aquí que *Sisyrinchium cervantesii* fue descrito por E. Meyer en la obra de C. Presl, Reliquiae Haenkeanae (pág. 117, 1827). El tipo de dicho nombre fue aparentemente recolectado por Vicente Cervantes, ya que en el protólogo se indica: "Hab. in Mexico. Herbarium Cervantesii". Las colecciones que se conservan en el país de este botánico mexicano se encuentran depositadas en el Herbario Nacional (MEXU). Infortunadamente, después de una revisión cuidadosa de las mismas no pudimos encontrar ningún ejemplar asignable a dicho taxon. Indagaciones en los herbarios de Praga (PR y PRC) a través de la Dra. Blanka Skočdopolová, nos llevaron a concluir que en tales museos no existe tampoco material herborizado de *S. cervantesii.*

Klatt (1863) tuvo la oportunidad de revisar el espécimen original depositado en el herbario Haenkeano (PR y/o PRC) y señaló que *S. cervantesii* corresponde en realidad a *Beatonia purpurea* Herb., nombre que diversos autores (Baker, 1892, 1894; Hemsley, 1884; Klatt, 1861-62; Molseed, 1970) han considerado como sinónimo de *Tigridia violacea* Schiede ex Schltdl. Si esto es cierto, el epíteto *cervantesii* tendría prioridad sobre el de *augusta*.

Por otra parte, McVaugh (1989) indicó que *Sisyrinchium cervantesii* Meyer podría ser un nombre anterior aplicable a la especie que se ha identificado como *Sisyrinchium scabrum* Schltdl. & Cham., sin embargo basó su aseveración en la breve descripción de Meyer y comentó que no vio el tipo. En virtud de que hasta donde sabemos, probablemente no existe el material original y de que no es posible determinar la correcta aplicación del nombre, preferimos rechazarlo considerándolo *nomen confusum*.

3. Bicknell (1900) describió varias especies nuevas de *Hydastylus* a partir de material proveniente de México. Actualmente (Rudall et al., 1986; Goldblatt et al., 1989, 1990) *Hydastylus* se considera como parte del subgénero *Echthronema* (Herb.) Goldblatt de *Sisyrinchium*, por lo que se hacen necesarias las siguientes combinaciones:

Sisyrinchium parvum (E. P. Bicknell) Espejo & López-Ferrari, *comb. nov.* Basónimo: *Hydastylus parvus* E. P. Bicknell, Bull. Torrey Bot. Club 27: 384. 1900. Tipo: Coahuila, low valley near Saltillo, 22.III.1847, *J. Gregg 340* (MO; NY!).

Sisyrinchium serrulatum (E. P. Bicknell) Espejo & López-Ferrari, *comb. nov.* Basónimo: *Hydastylus serrulatus* E. P. Bicknell, Bull. Torrey Bot. Club 27: 385-386. 1900. Tipo: Veracruz, Orizaba, in the mountains, *M. Botteri 1856* (US; NY!).

Sisyrinchium translucens (E. P. Bicknell) Espejo & López-Ferrari, *comb. nov.* Basónimo: *Hydastylus translucens* E. P. Bicknell, Bull. Torrey Bot. Club 27: 386-387. 1900. Tipo: Baja California Sur, Sierra de la Laguna, 24.I, *T. Brandegee* (CAS!).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a los Dres. Rzedowski la revisión crítica del presente manuscrito, así como sus valiosas observaciones y sugerencias. La Dra. Blanka Skočdopolová del Herbario de Praga, el Dr. Paul Bamps del Herbario de Bruselas y el Dr. Simon Owens del Herbario de Kew, amablemente nos proporcionaron fotografías e información del material tipo depositado en sus respectivas colecciones. En especial queremos hacer patente nuestro agradecimiento a la Dra. Lourdes Rico Arce del herbario de Kew, por su invaluable ayuda en la revisión física del material y por el envío de fotocopias y dibujos. Finalmente deseamos agradecer a los curadores de los herbarios por las facilidades proporcionadas para la consulta del material.

LITERATURA CITADA

Baker, J. G. 1892. Handbook of the Irideae. G. Bell & Sons. Londres. 247 pp.

Baker, J. G. 1894. *Tigridia violacea*. Bot. Mag. t. 7356.

Bicknell, E. P. 1900. Studies in *Sisyrinchium*-VIII: *Sisyrinchium californicum* and related species of the neglected genus *Hydastylus*. Bull. Torrey Bot. Club 27: 373-387.

Drapiez, P. A. 1832. *Tigridia augusta* In: van Geel, Sert. Botanicum 4: t. 131.

Espejo, A. y A. R. López Ferrari. 1996a. Comentarios florístico-ecológicos sobre las iridáceas mexicanas. Acta Bot. Mex. 34: 25-47.

Espejo, A. y López Ferrari, A. R. 1996b. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística. 1. Lista de referencia. Parte VI. Dioscoreaceae a Nolinaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 120 pp.

Goldblatt, P., J. E. Henrich y R. C. Keating. 1989. Seed morphology of *Sisyrinchium* (Iridaceae-Sisyrinchieae) and its allies. Ann. Missouri Bot. Gard. 76: 1109-1117.

Goldblatt, P., J. E. Henrich y J. E. Henrich. 1990. The genera of the *Sisyrinchium* alliance (Iridaceae: Iridoideae): Phylogeny and relationships. Syst. Bot. 15: 497-510.

Greuter, W., H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D. L. Hawks-Worth, D. H. Nicolson, P. C. Silva, F. A. Stafleu, E. G. Voss y J. McNeill (eds.) 1994. International Code of Botanical Nomencalture. Regnum Veg. 118. 389 pp.

Hemsley, W. B. 1882-1886. Botany. In: Godman F. D. y O. Salvin (eds.). Biologia Centrali Americana. Vol 3: 1-711. R. H. Porter y Dulau & Co. Londres.

Klatt, F. W. 1861-1862. Specimen e familia Iridearum. Linnaea 31: 533-570.

Klatt, F. W. 1863. Fortsetzung der Bestimmungen von Irideen. Linnaea 32: 283-288.

Klatt, F. W. 1882. Ergänzungen und Berichtigungen zu Baker's Systema Iridacearum. Abh. Naturf. Ges. Halle 15: 335-404.

McVaugh, R. 1989. Iridaceae. Flora Novo-galiciana 15: 294-347.

Molseed, E. 1970. The genus *Tigridia* (Iridaceae) of Mexico and Central America. Univ. Calif. Publ. Bot. 54: 1-127.

Presl, C. 1827. Reliquiae Haenkeanae seu descriptiones et icones plantarum. Vol. 1: 1-356.
Rudall, P., A. Y. Kenton y T. J. Lawrence. 1986. An anatomical and chromosomal investigation of *Sisyrinchium* and allied genera. Bot. Gaz. (Crawfordsville) 147: 466-477.
van Houtte, L. 1875. *Tigridia houttei* B. Roezl. Irideae. Fl. Serres 21: 49, t. 2174.

APENDICE 1

2174

TIGRIDIA HOUTTEI B. Rœzl.

Irideæ

Levée de graines que nous a envoyée du Mexique M. B. Rœzl, qui les avait recueillies sur le mont Istapalapa, cette Tigridie s'élève, dans nos cultures, à un pied de hauteur et ses fleures se succèdent en juillet. Nous en gardons les bulbes à l'état sec, de septembre en mars, à l'instar des autres Tigridies.

L. VH.

APENDICE 2

TIGRIDIA AUGUSTA

TIGRIDIE AUGUSTA

DIFFERENTIA SPECIFICA

TIGRIDIA AUGUSTA: caule simplici, erecto; foliis ensiformibus, striatis, plicatis, flabellatis; corolla violacea: petalis exterioribus triplo majoribus: limbo plano, brevi reflexo.

SYNONYMIA

TIGRIDIA AUGUSTA. Drapiez *in Herb. Soc. Horticult. Bruxellensis*.

PARMI différentes graines dont se composait un envoi fait à la Société royale d'horticulture de Bruxelles, par don N. Cervantes, professeur de botanique et directeur du jardin des plantes à l'Université de Mexico, se trouvait un très-petit paquet étiqueté *Ferraria S. N.*; les graines qu'il renfermait ayant été semées avec tous les soins convenables, elles ont procuré la satisfaction d'en voir lever la majeure partie; et après la troisième année de semis (juillet 1832), les bulbes qui en sont resultés, ont produit de trés-jolies fleurs que l'on a reconnues pour appartenir non point au genre *Ferraria*, comme l'on s'y attendait, mais bien au genre *Tigridia*; c'est, en conséquence, la troisième espèce de celui-ci que nous voyons fleurir en Europe. Puissions-nous trouver, en continuant à cultiver cette nouvelle venue, la même complaisance que nous observons au retour de chaque été, dans la Tigridie à grandes fleurs, sans contredit l'une des plus brillantes parures de nos parterres! L'heureux mélange de ces duex plantes, rivalisant d'éclat et d'élégance, sera pour le véritable amateur un renouvellement d'extase et d'admiration. La Tigridie augusta, quoique plus éphémère encore que sa devancière dans nos climats, paraît neanmoins jouir de la précieuse qualité de n'être pas très-avare de ses fleurs; celles-ci pourront même se succéder pendant assez long-temps, et presque sans interruption, lorsque les bulbes se trouveront réunis et groupés comme on le fait assez généralement pour les Tigridies à grandes fleurs.

Son bulbe est fort allongé: il a douze à quatorze lignes sur quatre à cinq de diamètre; il est composé de tuniques écailleuses, blanches, revêtues d'une pellicule fauve-rougeâtre; il est termoné inférieurement par une racine cylindrique, blanchâtre, contournée, épaisse de deux lignes environ, à sa base où elle est entourée de fibres capillaires noirâtres. De sa partie supérieure s'élèvent trois feuilles ensiformes, à pétiole engaînant, striées et plissées en éventail dans tout leur longueur qui est de quinze pouces sur quatre lignes de largeur, pointues et d'un vert gai. La tige qu'elles entourent est presque anguleuse, haut de dix à douze pouces et terminée par une spathe membraneuse, à deux folioles. Les fleurs, au nombre de trois à six, sortent successivement de cette spathe. La corolle est composée de six pétales dont trois extérieurs, très-grands et trois intérieurs, beaucoup plus petits: les premiers sont concaves à leur base qui n'occupe que le tiers de l'étendue; dans cette partie le fond de la couleur est blanchâtre, parsemé de petites taches irrégulières, d'un bleu violet; plus haut le blanc prend une nuance de jaune, et les taches se caractérisent davantage en se rapprochant, pour la forme, de celles qui ornent la robe de Léopard: leur teinte est aussi beaucoup plus foncée; le limbe est brusquement distinct de l'onglet par un pli qui le renverse angulairement; il est d'une nuance violette, uniforme,

seulement un peu plus obscure vers le pli. Ce limbe est presque plane, ovalaire, avec les bords faiblement sinueux et le sommet terminé par une petite pointe aiguë, souvant renversée; en dessous, la couleur de l'onglet est le blanc verdâtre: celle du limbe le violet pâle. Dans les pétales intérieurs, le limbe et l'onglet quoique également renversés ou inclinés, ont l'un et l'autre la même étendue et une concavité semblable; on remarque un peu au-dessous du pli que forment ces deux parties, par leur abaissement en sens opposés, un autre repli très-voisin de la base où il dessine de chaque côté une sorte de dent; les couleurs et les dispositions des taches sont à peu près les mêmes que dans les pétales extérieurs, à l'exception du jaune qui est remplacé par du violet, ce qui fait paraître le fond plus obscur; la pointe terminale est plus allongée. Les filaments des trois étamines sont soudés ensemble, et forment autour du pistil un tube ou une colonne d'un blanc satiné; les anthères sont supportées par ces filaments et semblent en être la continuation; elles sont régulièrement repliées et étalées, s'ouvrant en dessous, chacune en deux loges renfermant un pollen brun dont les masses bordent inférieurement les côtés de l'anthère. Au milieu du tube se trouve le style qui s'élève d'un ovaire trigone, placé sous la corolle; il est terminé par trois stigmates étalés au-dessus des anthères et profondément divisés, de manière que chacun des lobes se dirige vers un des côtés d'une anthère. La capsule est cylindrique, triangulaire, déhiscente par le sommet qui représente une calotte formée de trois pièces soudées; trois loges séparées par autant de valves, renferment chacune cinq ou six semences arrondies, réniformes, d'un brun rougeâtre.

Jusqu'ici cette espèce a été cultivée en serre tempérée, dans un mélange de trois parties de terreau de bruyère et d'une de sable. Les fleurs obtenues, étant les premières, n'avaient point toute l'étendue que l'on peut espérer d'une culture suivie et de l'acclimatation. Tout porte à croire que l'on pourra facilement habituer les bulbes à la pleine terre.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:9-16

DOS NUEVAS ESPECIES DE *COMMELINA* (COMMELINACEAE) MEXICANAS

Ana Rosa Lopez-Ferrari
Adolfo Espejo Serna

y

Jacqueline Ceja Romero

Herbario Metropolitano
Departamento de Biología, C.B.S.
Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa
Apartado postal 55-535
09340 México, D. F.
e mail: aes@xanum.uam.mx

RESUMEN

En este trabajo se describen e ilustran *Commelina nivea* López-Ferrari, Espejo et Ceja y *Commelina rzedowskii* López-Ferrari, Espejo et Ceja, dos nuevas especies de flores blancas. La primera es conocida únicamente de Las Adjuntas, municipio de Pueblo Nuevo en Durango, en tanto que la segunda proviene de las vecindades de Tenería, municipio de Tejupilco en el estado de México.

ABSTRACT

Commelina nivea López-Ferrari, Espejo et Ceja, and *Commelina rzedowskii* López-Ferrari, Espejo et Ceja, two white flowered species are described and illustrated in this paper. The former is known only from Las Adjuntas, municipio of Pueblo Nuevo in the state of Durango and the other was collected in the neighborhood of Tenería, municipio of Tejupilco in the state of México.

INTRODUCCION

El género *Commelina* tiene entre 170 (Faden y Hunt, 1991) y 250 especies (Tucker, 1989) de distribución cosmopolita, con el mayor número de representantes en el Viejo Mundo (Dahlgren, Clifford y Yeo, 1985). En 1955, Matuda citó para el país 9 especies y Espejo y López-Ferrari (1995) registraron 16 taxa de los cuales 14 tienen flores azules y los dos restantes flores de color salmón. En algunos casos se presentan individuos con flores blancas que constituyen formas (*C. coelestis* Willd. forma *albipetala* Matuda, *C. dianthifolia* Delile forma *alba* Matuda, etc.) poco comunes de algunas de las especies mexicanas.

En recientes salidas de campo a los estados de Durango y de México, se recolectó material de dos poblaciones de *Commelina* con flores blancas. La revisión de material del género en los herbarios CIIDIR, ENCB, MEXU y UAMIZ y un cuidadoso análisis de la literatura pertinente nos llevan a concluir que se trata de dos taxa no descritos, por lo que proponemos:

Commelina nivea López-Ferrari, Espejo et Ceja, sp. n. Figs. 1, 2A.

Herba parva, erecta, usque ad 22 cm alta. Caulis simplex. Folia lanceolata vel lineari-lanceolata, glabra. Spathae ovatae, conduplicatae, acutae, pilosae. Flores nivei, ca. 14 mm diam. Petala imbricata, corolla crateriformis. Filamenta 2.3-4.8 mm longa. Stylus 3-4.7 mm longus. Semina laevia, ampullosa.

Hierba pequeña, erecta, de hasta 22 cm de alto. Raíces fasciculado-tuberosas, cortas, de ca. 2 cm de largo por ca. 5 mm de diámetro. Tallos delgados, cilíndricos, verdes, glabros a esparcidamente pubescentes, simples. Hojas con la lámina lanceolada a linear-lanceolada, de 3 a 11 cm de largo por 3 a 8 mm de ancho, verdes, glabras en ambas superficies, la vaina cerrada, oblonga, de (0.5)1 a 2 cm de largo por 2 a 4 mm de ancho, purpúrea hacia la base, blanquecina hacia el ápice, glabra excepto por una hilera longitudinal de pelos y ciliada en el borde apical. Pedúnculos filiformes, esparcidamente pubescentes y con una densa hilera de pelos blanquecinos más abundantes hacia el ápice, de (1.2)5 a 12 cm de largo. Brácteas espatáceas conduplicadas, abiertas, agudas, de 12 a 26 mm de largo por 6 a 10 mm de ancho, esparcidamente pubescentes, glabrescentes en la madurez, ovadas cuando desdobladas y aplanadas. Cincino inferior con 2 a 6 flores, éstas abriendo consecutivamente, cubierto totalmente por la bráctea espatácea. Cincino superior vestigial. Pedicelos de 1 a 5 mm de largo. Flores cigomorfas, de ca. 14 mm de diámetro, sépalos 3, libres, verdoso-blanquecinos, con las nervaduras muy conspicuas y de color verde, glabros, el posterior triangular, de 3.8 a 4.7 mm de largo por ca. 3.8 mm de ancho, los 2 anteriores anchamente elípticos, cóncavos, de 3.8 a 5 mm de largo por 1.8 a 4 mm de ancho; pétalos 3, blancos, imbricados, formando una corola crateriforme, unguiculados, con el margen entero, el anterior ligeramente más pequeño, deprimido-ovado, de 6.3 a 6.6 mm de largo por 7.1 a 7.4 mm de ancho, la uña de ca. 1 mm de largo; los 2 posteriores deprimido-ovados a orbiculares, de 6.6 a 8.9 mm de largo por 6.1 a 8.6 mm de ancho, la uña de ca. 1 mm de largo; estambres 6, los filamentos filiformes, blancos, los 3 estambres superiores transformados en estaminodios con los filamentos de 1.5 a 2.4 mm de largo y con las anteras cruciformes, amarillas, de ca. 0.5 mm de diámetro, los 3 inferiores fértiles, los 2 laterales isomorfos, con los filamentos de 4 a 4.9 mm de largo y con las anteras redondeadas, blancas, basifijas, de 0.9 a 1.2 mm de largo, el del centro anisomorfo, con el filamento de 2.3 a 3 mm de largo y con la antera oblonga, sagitada, blanca, basifija, de 1.4 a 1.8 mm de largo, ovario ovoide a globoso, verde, glabro, de 1.4 a 2 mm de largo; estilo linear, sigmoide, blanco, de 3 a 4.7 mm de largo; estigma capitado, purpúreo a blanco. Cápsulas oblongas a oblongo-elipsoides, de 3.1 a 4.5 mm de largo por 1.8 a 2.8 mm de ancho, biloculares. Semillas 4 por fruto, irregulares, de ca. 1.7 mm de largo por ca. 1.4 mm de ancho, pardas claras, no foveoladas, ampollosas, las ampollas pequeñas y blanquecinas.

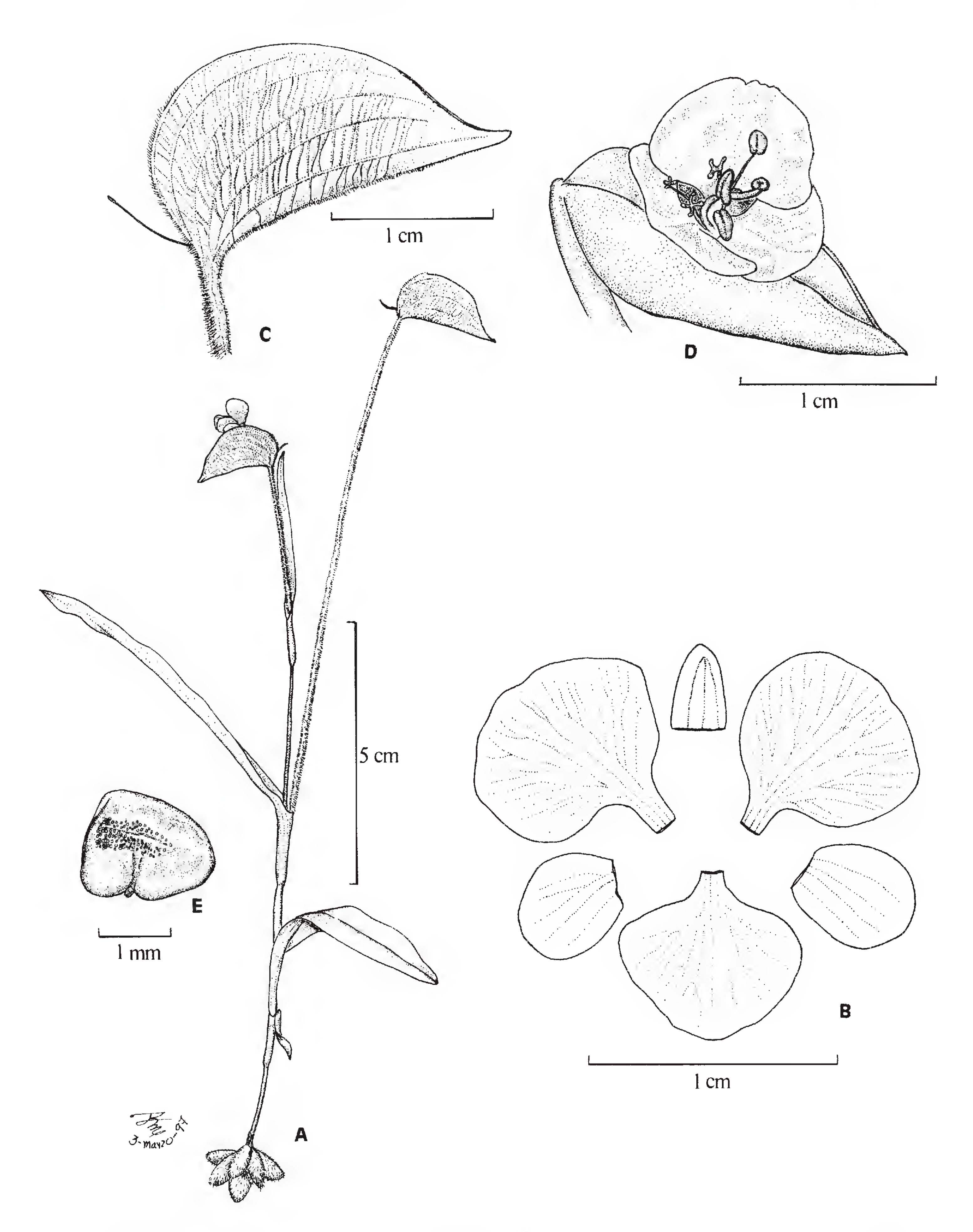
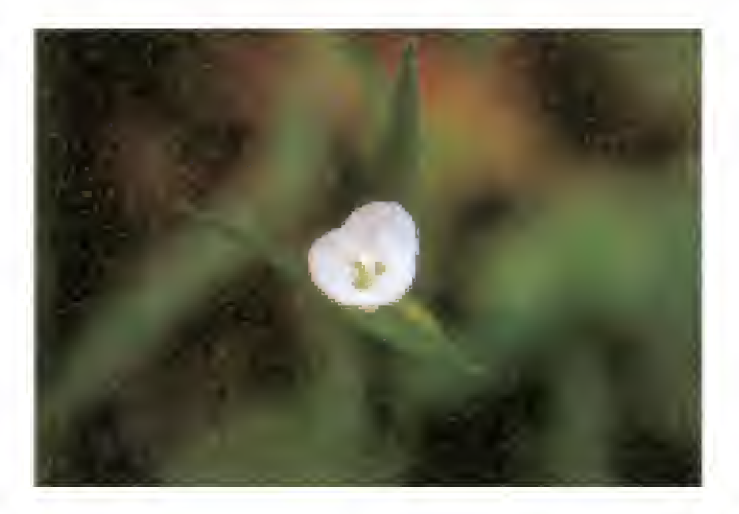


Fig. 1. *Commelina nivea* López-Ferrari, Espejo et Ceja: A. hábito; B. flor disecada; C. bráctea espatácea; D. flor; E. semilla.

TIPO: Durango, municipio de Pueblo Nuevo, Las Adjuntas, km 120 carretera Durango-Mazatlán, 20 km después de El Salto, rumbo a La Ciudad, 23°44'32" N, 105°30'13" W, 2730 m s.n.m., bosque de pino con algunos encinos, 7.VIII.1996, *A. Espejo*, *A. R. López-Ferrari*, *J. Ceja* y *A. Mendoza R. 5458* (diapositiva y tarjeta con disección floral) (holotipo: UAMIZ; isotipos por distribuir: ARIZ, CIDIIR, ENCB, HUAA, IBUG, IEB).

Paratipo: Durango, municipio de Pueblo Nuevo, 6 km antes de la desviación a La Campana, 8 km antes de San Juan, carretera El Salto-Mazatlán, bosque de encino-pino, 2730 m s.n.m., 9.VIII.1990, *A. R. López Ferrari* & *A. Espejo 1261* (UAMIZ).

C. nivea, nombrada así por el color blanco puro de sus flores, se conoce hasta ahora únicamente del municipio de Pueblo Nuevo en el estado de Durango y crece en poblaciones más o menos abundantes en sitios sombreados y húmedos en bosques de pino.



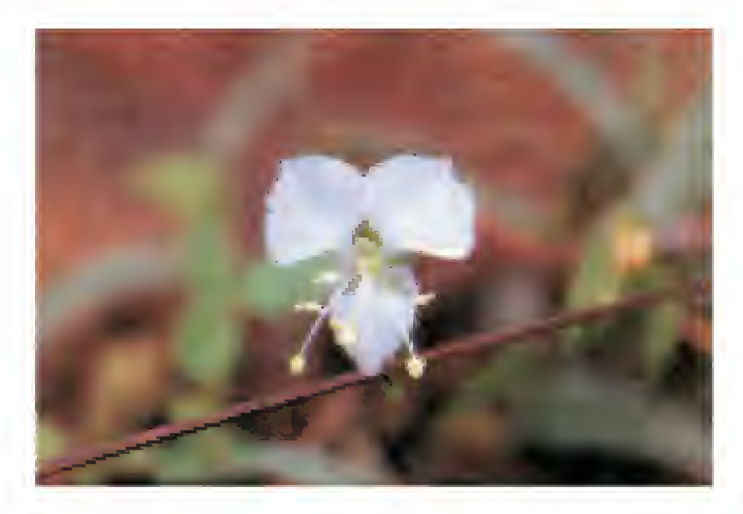


Fig. 2. A. *Commelina nivea* López-Ferrari, Espejo et Ceja. B. *Commelina rzedowskii* López-Ferrari, Espejo et Ceja.

Commelina rzedowskii López-Ferrari, Espejo et Ceja, sp. n. Fig. 2B, 3.

Herba parva usque ad 30 cm alta. Caulis ramosus. Folia lanceolata vel lineari-lanceolata, sparse pubescentia. Spathae ovatae, conduplicatae, acuminatae, dense pubescentes. Flores nivei, ca. 16 mm diam. Petala non imbricata, corolla patens. Filamenta 4-9 mm longa. Stylus 6.8-8.8 mm longus. Semina foveloata, ampullosa.

Hierba pequeña, erecta, de hasta 30 cm de alto. Raíces fasciculado-tuberosas, de 1.5 a 4.5 cm de largo por 2.5 a 4 mm de diámetro. Tallos delgados, cilíndricos, verdes, pubescentes, ramificados. Hojas con la lámina lanceolada a linear-lanceolada, de 1.5 a 7.5 cm de largo por 2 a 8(10) mm de ancho, verdes, glabras en la haz, esparcidamente pubescentes en el envés, sobre todo hacia la base, la vaina cerrada, oblonga, de 5 a 9(12) mm de largo por 2 a 4 mm de ancho, purpúrea, pubescente y ciliada en el borde apical. Pedúnculos filiformes, densamente pubescentes, de 2 a 6.5(8) cm de largo. Brácteas espatáceas conduplicadas, abiertas, acuminadas, de 7 a 15(18) mm de largo por 5 a 10 mm de ancho, pubescentes, el margen generalmente de color púrpura, ovadas y cordadas en la base cuando desdobladas y aplanadas. Cincino inferior con 1 a 4 flores,

éstas abriendo consecutivamente, cubierto totalmente por la bráctea espatácea. Cincino superior vestigial. Pedicelos de (1)3 a 6 mm de largo. Flores cigomorfas, de ca. 16 mm de diámetro, sépalos 3, libres, verdoso-blanquecinos con las nervaduras conspicuas, glabros, triangular-ovados, de 3 a 4 mm de largo por ca. 2 mm de ancho; pétalos 3, blancos, libres, formando una corola extendida, unguiculados con el margen eroso, el anterior ligeramente más pequeño, deltado, de ca. 7 mm de largo por ca. 7 mm de ancho, la uña de ca. 1.5 mm de largo; los dos posteriores deprimido-ovados a orbiculares, de ca. 8 mm de largo por 10 a 10.7 mm de ancho, la uña de ca. 1.5 mm de largo; estambres 6, los filamentos filiformes, blancos, los 3 estambres superiores transformados en estaminodios con los filamentos de 4 a 6.8 mm de largo y con las anteras cruciformes, amarillas, de 1 a 1.7 mm de diámetro, los 3 inferiores fértiles, los 2 laterales isomorfos con los filamentos de 7 a 9 mm de largo y con las anteras sagitadas, blancas con las líneas de dehiscencia azules (en los ejemplares herborizados), basifijas, de 1-1.2 mm de largo, el del centro anisomorfo, con el filamento de 4.6 a 6.5 mm de largo y con la antera oblonga, sagitada, blanca con las líneas de dehiscencia azules (en los ejemplares herborizados), basifija, de 1.4 a 1.8 mm de largo; ovario ovoide, verde, glabro, de 1 a 2 mm de largo; estilo linear, sigmoide, blanco, de 6.8 a 8.8 mm de largo; estigma capitado, blanco. Cápsulas oblongas a oblongo-elipsoides, de 3.7 a 4.1 mm de largo por 1.6 a 2.6 mm de ancho, biloculares. Semillas 4 por fruto, irregulares, de ca. 1.25 mm de largo por ca. 1 mm de ancho, pardas claras, foveoladas, ampollosas, las ampollas medianas, pardas claras y caedizas en la madurez.

TIPO: México, municipio de Tejupilco, aproximadamente 2-3 km al NW de Tenería, rumbo a Río Grande, 19°00’06" N, 100°06’11" W, 1770 m s.n.m., bosque de pino, 1.VIII.1996, *A. R. López-Ferrari* y *A. Espejo 2339* (holotipo: UAMIZ; isotipos por distribuir: CHAP, CHAPA, ENCB, HUAA, IBUG, IEB, IZTA).

Paratipo: México, municipio de Tejupilco, 1 km después de la desviación a Ocotepec, sobre el camino Tejupilco-Temascaltepec, bosque de pino con *Juniperus*, 1720 m s.n.m., 21.X.1988, *A. Espejo*, *A. R. López Ferrari* y *A. Flores C. 3361* (UAMIZ, diapositiva UAMIZ).

Dedicamos esta especie al Dr. Jerzy Rzedowski Rotter, maestro de numerosas generaciones de botánicos mexicanos e incansable y dedicado promotor de los estudios de la flora nacional.

Commelina rzedowskii es conocida hasta ahora únicamente del municipio de Tejupilco, en donde crece abundantemente en sitios sombreados y ricos en humus, dentro de bosques de pino. Cabe mencionar que en ninguno de los herbarios consultados, con excepción de UAMIZ, encontramos material de la especie aquí descrita, lo que resulta notable ya que Matuda realizó abundantes recolecciones en el estado, particularmente en la zona de la cual proviene la especie en cuestión, para la elaboración del fascículo correspondiente de la Flora del Estado de México (Matuda, 1956).

Los dos nuevos taxa propuestos se distinguen de todas las demás especies mexicanas de *Commelina* por el color blanco de sus flores, incluidos los filamentos, las anteras fértiles y el estilo. Algunas especies de flores azules presentan formas albas, pero éstas tienen anteras amarillas y el ovario y el estilo con tintes azules o violáceos y son plantas más o menos vigorosas con tallos de hasta 1 m de alto.

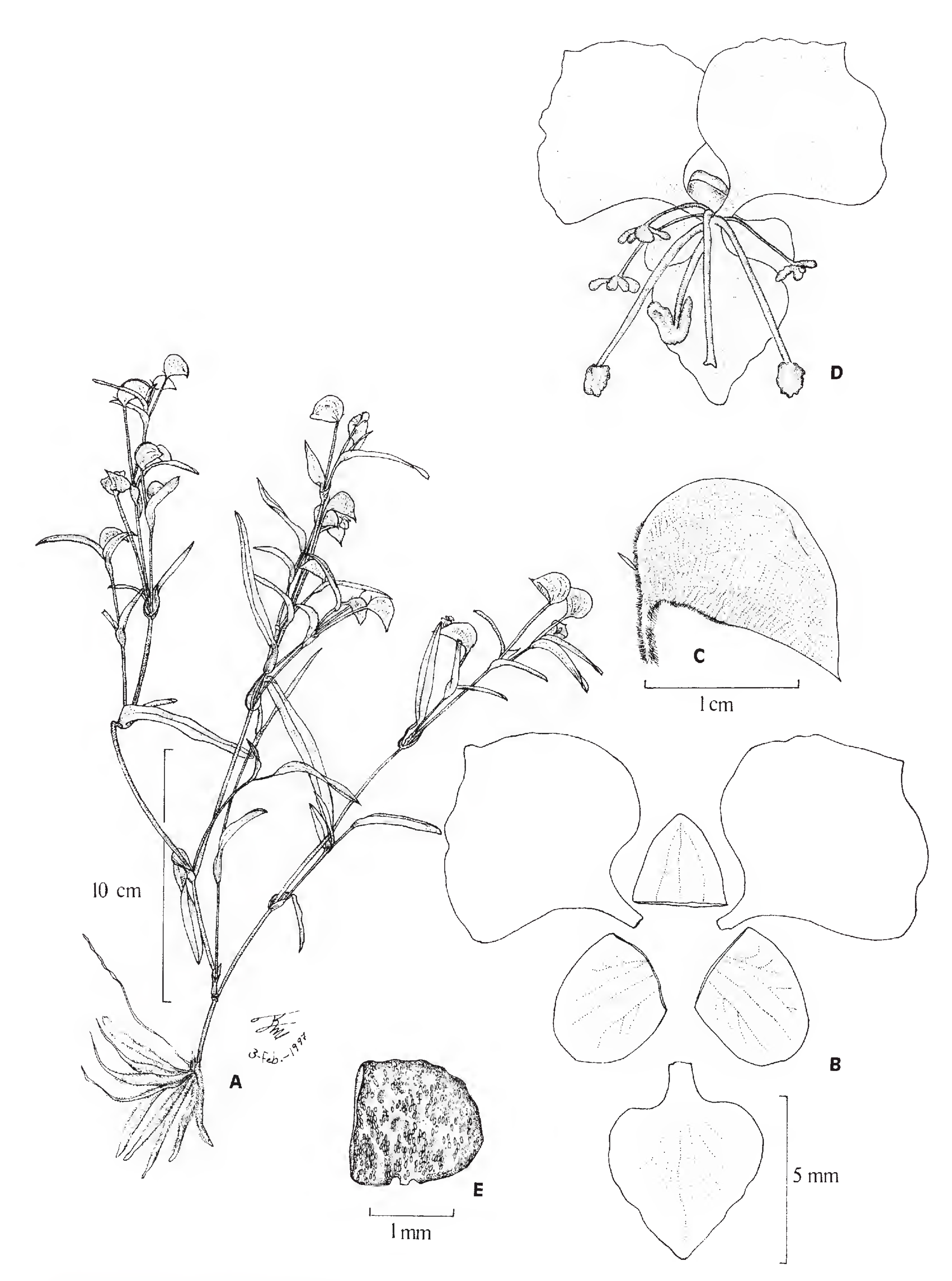


Fig. 3. *Commelina rzedowskii* López-Ferrari, Espejo et Ceja: A. hábito; B. flor disecada; C. bráctea espatácea; D. flor; E. semilla.

Hasta el momento no se cuenta con un arreglo sistemático satisfactorio para los representantes mexicanos del género *Commelina*. Varias de las especies conocidas presentan problemas nomenclaturales y/o de delimitación taxonómica, además de que el trabajo de campo realizado hasta ahora nos permite pensar que existen aún varias entidades sin describir. Ante esta situación, creemos que sería precipitado señalar las posibles relaciones de los taxa mexicanos, incluidos los que se proponen aquí.

En el Cuadro 1 se presentan de manera comparativa los caracteres de las dos especies propuestas.

Cuadro 1. Comparación de los caracteres de las especies propuestas en este trabajo.

	C. nivea	*C. rzedowskii*
raíces	ca. 2 cm de largo x 5 mm de diámetro	1.5 a 4.5 cm de largo x 2.5 a 4 mm de diámetro
tallos	simples, glabros a esparcidamente pubescentes	ramificados, pubescentes
lámina de la hoja	glabra	esparcidamente pubescente en el envés, sobre todo hacia la base
vaina de la hoja	glabra excepto por una hilera longitudinal de pelos; purpúrea hacia la base, blanquecina hacia el ápice	pubescente: purpúrea
pedúnculos	esparcidamente pubescentes; 5 a 12 cm de largo	densamente pubescentes; 2 a 6.5(8) cm de largo
brácteas espatáceas	agudas; esparcidamente pubescentes a glabrescentes en la madurez	acuminadas; densamente pubescentes
pétalos	imbricados, formando una corola crateriforme; el margen entero; el anterior deprimido-ovado	no imbricados, formando una corola extendida; el margen eroso; el anterior deltado
filamentos	2.3 a 4.8 mm de largo	4 a 9 mm de largo
anteras cruciformes	ca. 0.5 mm de diámetro	1 a 1.7 mm de diámetro
estilo	3 a 4.7 mm de largo	6.8 a 8.8 mm de largo
estigma	purpúreo, raramente blanco	blanco
semillas	no foveoladas, ampollosas, con las ampollas pequeñas y blanquecinas	foveoladas, ampollosas, con las ampollas medianas y pardas claras

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Dr. Ramón Riba y al M. en C. Sergio Zamudio la revisión crítica del manuscrito así como sus valiosas sugerencias y observaciones al mismo. Los dibujos que acompañan el trabajo fueron realizados por el Biól. Rolando Jiménez Machorro. También deseamos hacer patente nuestro agradecimiento a la M. en C. Irma Reyes Jaramillo, quien amablemente nos brindó la hospitalidad de su casa en Tejupilco durante el viaje de trabajo al estado de México. Finalmente agradecemos a los curadores de los herbarios consultados por las facilidades otorgadas.

LITERATURA CITADA

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford y P. Yeo. 1985. The families of the Monocotyledons. Springer-Verlag. Berlin. 520 pp.

Espejo, A. y A. R. López-Ferrari. 1995. Las Monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística. I. Lista de referencia. Parte 4. Commelinaceae, Convallariaceae, Costaceae, Cyclanthaceae y Cymodoceaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 53 pp.

Faden, R. B. y D. R. Hunt. 1991. The classification of Commelinaceae. Taxon 40: 19-31.

Matuda, E. 1955. Las commelináceas mexicanas. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. 26: 303-432.

Matuda, E. 1956. Las commelináceas del Estado de México. Dirección de Recursos Naturales del Gobierno del Estado de México. Toluca, México. 46 pp.

Tucker, G. C. 1989. The genera of Commelinaceae in the southeastern United States. J. Arnold Arbor. 70: 97-130.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:17-20

NUEVOS REGISTROS DE CUCURBITACEAE PARA VARIAS REGIONES DE MEXICO

Rafael Lira Saade

Especialidad de Postgrado de Botánica
Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas
Montecillo, Mpio. de Texcoco
56230, Estado de México

RESUMEN

En este trabajo se registran por primera vez para varios estados de México cuatro especies de Cucurbitaceae: *Cayaponia longiloba* Monro (Tabasco y Veracruz), *Chalema synanthera* Dieterle (Sinaloa), *Peponopsis adhaerens* Naudin (Querétaro) y *Schizocarpum palmeri* Cogn. & Rose (Veracruz). Esta última representa a su vez el primer registro del género para la porción oriental de México.

ABSTRACT

In this paper, four species of Cucurbitaceae are reported for the first time for several states of Mexico: *Cayaponia longiloba* Monro (Tabasco and Veracruz), *Chalema synanthera* Dieterle (Sinaloa), *Peponopsis adhaerens* Naudin (Querétaro) and *Schizocarpum palmeri* Cogn. & Rose (Veracruz). The last one, also represents the first record of the genus *Schizocarpum* for the eastern portion of Mexico.

La revisión de materiales de herbario, en conexión con la elaboración de un inventario de la familia Cucurbitaceae de México y del estudio de la familia para la Flora del Bajío y Regiones Adyacentes (Lira, en prep.), ha permitido determinar que algunos ejemplares corresponden a nuevos registros en diferentes zonas de México, los cuales se documentan aquí. En general, se trata de especies escasamente representadas en los herbarios y cuya distribución es relativamente restringida, o bien, registros de taxones que no se incluyeron en trabajos recientes relativos a la familia o a algunos géneros.

Cayaponia longiloba Monro

Esta especie se describió recientemente con base en materiales procedentes de Oaxaca (tipo: *Rovirosa 548* en NY), Chiapas y la mayor parte de Centroamérica (Monro, 1996). Al comparar ejemplares adicionales de la especie a los citados en ese trabajo con varios de los paratipos depositados en MEXU (*Matuda 18710* de Chiapas y *Schipp 393*; *1195* de Belice), se reveló que *Cayaponia longiloba* también crece en los estados de Tabasco y Veracruz. El espécimen de Tabasco había sido citado por Cowan (1983) como *Cayaponia alternata* Cogn., nombre que aparentemente nunca se ha publicado, el cual se encuentra escrito en la etiqueta del ejemplar depositado en MEXU y que seguramente

corresponde a una forma incorrecta de escribir *C. attenuata* (Hook. & Arn.) Cogn. Los ejemplares, procedentes de Veracruz no han sido citados en el trabajo de Nee (1993).

Cayaponia longiloba se distingue de las otras dos especies del género presentes en México (*C. attenuata* (Hook. & Arn.) Cogn. y *C. racemosa* (Mill.) Cogn.), por presentar flores y frutos de mayores dimensiones y semillas con márgenes angostos bien diferenciados. De acuerdo con Monro (1996), esta planta morfológicamente es más similar a *C. attenuata*, de la que a su vez difiere por presentar pecíolos dos veces más largos que los de esta última. De acuerdo con la información de los ejemplares revisados de Tabasco y Veracruz, *Cayaponia longiloba* crece en la vegetación secundaria y primaria de bosques tropicales subcaducifolios y subperennifolios, en elevaciones entre 11 y 338 m s.n.m. En Veracruz se le conoce con el nombre de "huevo de ratón", el cual seguramente alude a la forma y dimensiones de sus frutos.

Materiales examinados: Tabasco. Mpio. Cárdenas, carretera del Golfo km 24, 500 m al oriente del CSAT, 25.VII.1977 (hojas, flores estaminadas y flores pistiladas), *J. Cantú 144* (MEXU). Veracruz. Mpio. Catemaco, Playa Azul, 31.VIII.1978 (hojas, flores pistiladas y frutos), *O. H. Smith 323* (MEXU); mpio. Jamapa, región sureste de la laguna del Apompal, a 12 km del mpio. de Jamapa, 11.VIII.1988 (hojas y frutos), *J. A. Aguilar 579* (MEXU).

Chalema synanthera Dieterle

Esta especie es endémica de la vertiente pacífica de México y es el único representante de la subfamilia Zanonioideae en esa zona del país. Fue descrita originalmente para Michoacán y Jalisco (Dieterle, 1980) y recientemente se registró por primera vez de los estados de Guerrero y Oaxaca (Lira y Torres, 1991). En esta ocasión se da a conocer su presencia en Sinaloa, lo cual sugiere que igualmente pudiera prosperar en los estados de Colima y Nayarit; de hecho, la especie ya fue incluida de manera tentativa en un estudio reciente de la familia en este último estado (Domínguez-Mariani, 1996). En Sinaloa *Chalema synanthera* crece sobre suelos rocosos, en bosque espinoso a 50 m s.n.m.

Materiales examinados: Sinaloa. Mpio. Culiacán, 4 km al S de Culiacán, ladera S del cerro del Tule, 16.X.1993 (hojas y frutos), *R. Vega*, *A. Hernández* y *M. R. Vega 5012* (MEXU).

Peponopsis adhaerens Naudin

Esta especie también es endémica de México y hasta ahora sólo se conocía de unas cuantas localidades en los estados de Hidalgo, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz y Oaxaca (Cogniaux, 1881; Lira y Torres, 1991; Nee, 1993). Ahora se documenta su presencia en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, donde crece en bosques mesófilos con *Quercus*, *Pinus*, *Lonchocarpus*, *Liquidambar*, *Ulmus* y *Dalbergia*, en elevaciones que fluctúan entre 800 y 1580 m s.n.m.

Materiales examinados: Querétaro. Mpio. Landa de Matamoros, La Mora 1 km al NE de La Florida, 26.X.1989 (hojas, flores estaminadas y frutos), *E. González 1200* (IEB, MEXU); 1.5 km SW de Río Verdito, 23.X.1989 (hojas y flores estaminadas), *H. Rubio 1246*

(IEB, MEXU); 1 km al SE de El Pemoche, 14.VI.1989 (hojas y flores estaminadas), *H. Rubio 794* (IEB, MEXU); 1.5 km al SE de Neblinas, 27.VI.1990 (hojas y frutos), *H. Rubio 1763* (IEB, MEXU); 7 km al SE de Agua Zarca, sobre el camino a Pisaflores, 31.VII.1987 (hojas y flores estaminadas), *J. Rzedowski 43916* (IEB, MEXU).

Schizocarpum palmeri Cogn. & Rose

De acuerdo con la revisión más reciente de *Schizocarpum* (Kearns, 1992), este género incluye 11 especies distribuidas de México a Guatemala, algunas de las cuales fueron descritas como nuevas en el mencionado trabajo, sin embargo su publicación formal está aún pendiente. En dicha contribución se destaca además, la ausencia del género en la vertiente oriental de México, una aseveración que se ve apoyada por la información consignada en los pocos estudios de la familia Cucurbitaceae para esa porción del país, como el de Veracruz (Nee, 1993) y la Península de Yucatán (Lira, 1988), en donde no se registran especies de *Schizocarpum*.

No obstante lo anterior, en el herbario MEXU se encontraron tres ejemplares de *Schizocarpum* provenientes del estado de Veracruz los cuales, de acuerdo con el criterio de Kearns (1992), corresponden a *S. palmeri* Cogn. & Rose. Estos especímenes proceden de dos localidades de la vertiente oriental de México ubicadas dentro del municipio de Puente Nacional, aproximadamente a 30 kilómetros de la costa. Las elevaciones en ambos sitios fluctúan entre los 100 y 150 m s.n.m. y la vegetación primaria preponderante en la zona es el bosque tropical caducifolio. En ese municipio también se han registrado varias especies cultivadas y silvestres de la familia Cucurbitaceae como *Cayaponia attenuata* (Hook. & Arn.) Cogn., *C. racemosa* (Mill.) Cogn., *Cucumis anguria* L., *Cucurbita argyrosperma* Huber ssp. *argyrosperma*, *C. argyrosperma* ssp. *sororia* (L.H. Bailey) Merrick & Bates, *C. moschata* (Duch. ex Lam.) Duch. ex Poir., *Melothria pendula* L. y *Sicydium tamnifolium* (H.B.K.) Cogn.

De acuerdo con Kearns (1992), la localidad más cercana a estos dos sitios para *Schizocarpum palmeri* es Puerto del Gato (*Kearns et al. 150* en TEX), localizada 20 millas al sureste de Izúcar de Matamoros en el estado de Puebla y aproximadamente 230 a 240 kilómetros al suroeste (en línea recta) de la costa de Veracruz. Los datos proporcionados por Kearns (1992) y los antes mencionados, indican que *Schizocarpum palmeri* es una especie que generalmente crece en sitios con altitudes que van desde el nivel mar hasta los 800-1000 m y cuya distribución conocida comprende desde Sonora hasta Oaxaca, además de Puebla y Veracruz.

Materiales examinados: Veracruz. Mpio. Puente Nacional, Tamarindo, 4.XII.1976 (hojas, flores estaminadas y frutos), *F. Ventura A. 13721*; Río Escondido, 24.I.1981 (hojas y frutos), *F. Ventura A. 18127*; ibid., 4.XII.1981 (hojas y flores estaminadas), *F. Ventura 19190* (MEXU).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con el apoyo de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), mediante el proyecto "Inventario

Florístico y Base de Datos de la Familia Cucurbitaceae de México" (CONABIO P097), conducido por el autor entre 1993 y 1995 en el Herbario Nacional (MEXU), Instituto de Biología, UNAM. Agradezco al Dr. Jerzy Rzedowski el préstamo de las colecciones de Cucurbitaceae depositadas en el herbario IEB.

LITERATURA CITADA

Cogniaux, A. 1881. Cucurbitacées. In: De Candolle A. & C. De Candolle (eds.). Monographiae Phanerogamarum 3: 325-951.

Cowan, C. P. 1983. Listados florísticos de México I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 123 pp.

Dieterle, J. V. A. 1980. Two new Cucurbitaceae from Mexico. Contr. Univ. Mich. Herb. 14: 69-73.

Domínguez-Mariani, A. 1996. La familia Cucurbitaceae en el Estado de Nayarit. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 124 pp.

Kearns, D. 1992. A revision of *Schizocarpum* (Cucurbitaceae) In: Biosystematics of Mexican Cucurbitaceae. Ph. D. Thesis, University of Texas at Austin. Austin. pp. 12-169.

Lira, R. 1988. Cucurbitaceae de la Península de Yucatán: taxonomía y etnobotánica. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología y Recursos Bióticos). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 329 pp.

Lira, R. y R. Torres. 1991. Cuatro nuevos registros y una nueva especie de Cucurbitaceae para la flora de Oaxaca. Acta Bot. Mex. 16: 95-103.

Monro, A. K. 1996. A new species of *Cayaponia* Manso (Cucurbitaceae: Cucurbiteae) from Mesoamerica. Novon 6: 82-84.

Nee, M. 1993. Cucurbitaceae. In: Sosa, V. (ed.). Flora de Veracruz. Fascículo 74. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz/University of California, Riverside, CA. 133 pp.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:21-25

UNA ESPECIE NUEVA DEL GENERO *PTEROSTEMON* (GROSSULARIACEAE) DEL ESTADO DE GUERRERO, MEXICO

JAIME JIMENEZ RAMIREZ

Y

MARTHA MARTINEZ GORDILLO

Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM
Apartado postal 70-399
04510 México, D.F.

RESUMEN

En el estudio de la cuenca del río Balsas, fue hallada *Pterostemon bravoanus*, especie nueva de la familia Grossulariaceae. Se distingue de *P. mexicanus* y *P. rotundifolius* por las hojas más grandes, flores más pequeñas y una cima multiflora con más de 50 flores.

ABSTRACT

Pterostemon bravoanus sp. nov. is described from the Balsas River Basin. The species is a member of a genus so far known to encompass two species. It differs from *P. mexicanus* and *P. rotundifolius* in its larger leaves, smaller flowers and a cyme composed by more than 50 flowers.

En el estudio de la porción guerrerense de la cuenca del río Balsas, fueron hallados ejemplares del género *Pterostemon* (taxon paleoendémico de México, según Rzedowski (1991)), con características diferentes a las de las dos especies conocidas del mismo. Por consiguiente se considera que estos individuos pertenecen a una especie hasta ahora inédita, que se describe a continuación bajo el nombre de:

Pterostemon bravoanus Jiménez Ram. et Martínez Gordillo. Fig. 1.

Frutex 1-4 m altus. Folia 3.5-9(-13) x (2.5-)4-7(-9) cm, late elliptica interdum triangularia vel rhombea, margine irregulariter crenato-dentata, supra glabra, subtus pilosa; petiolus (0.7-)1.4-2.7(-4) cm longus; stipulae 1.5-2 mm longae lineares. Inflorescentia conferta subterminalis cymosa multiflora floribus 50 vel plus. Flores perfecti, sepala 5, triangulata; petala 5, elliptica alba erecta. Stamina fertilia 5, staminodia 5, exserta; filamenta planata lata alataque bidentata. Ovarium globosum pilosum, stylus filiformis pilosus. Fructus et semina non visi.

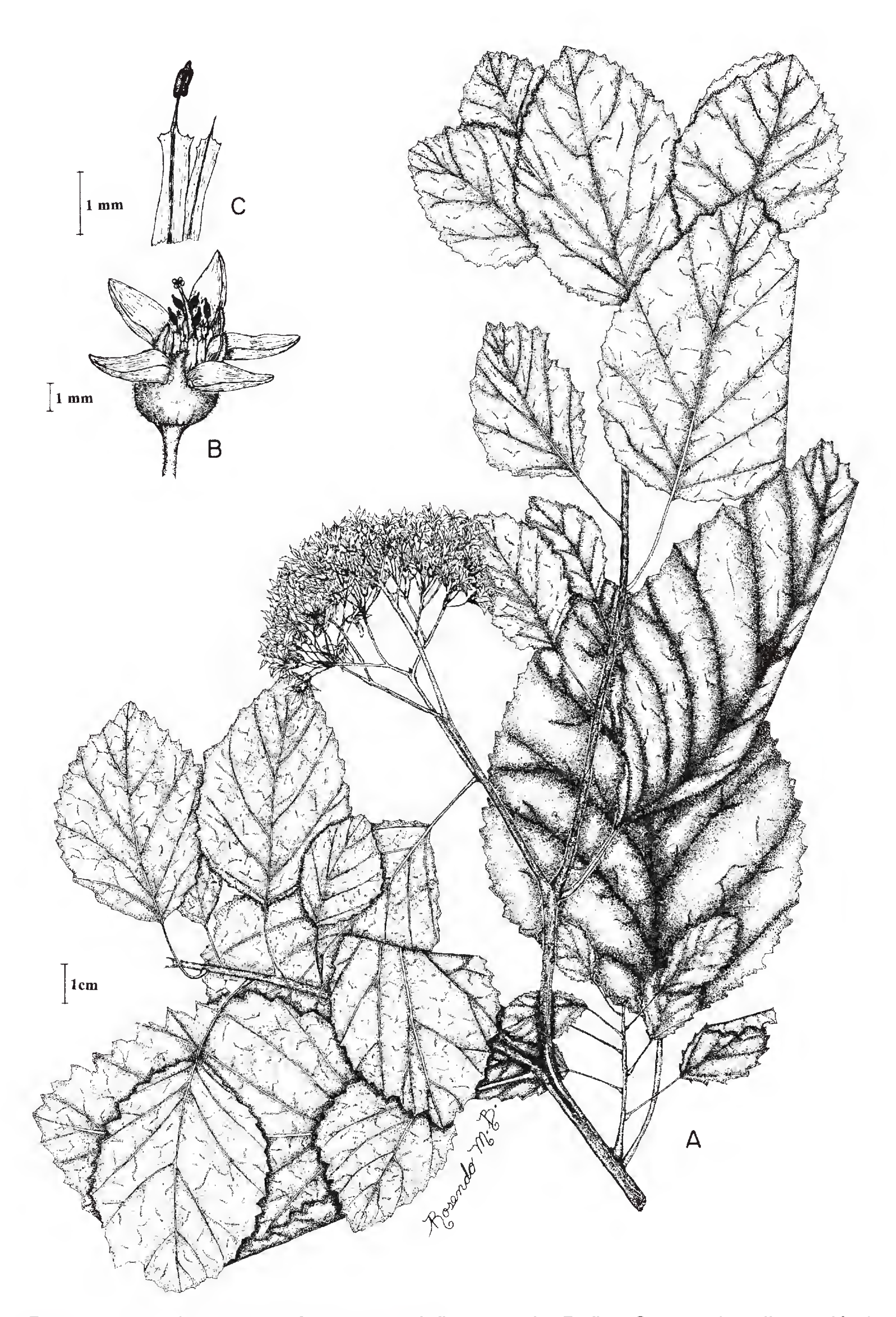


Fig. 1. *Peterostemon bravoanus*. A. rama con inflorescencia; B. flor; C. estambre. Ilustración basada en el ejemplar *R. Cruz Durán 975* (FCME).

Arbustos 1-4 m de alto. Hojas 3.5-9(-13) x (2.5-)4-7(-9) cm, ampliamente elípticas, a veces ligeramente triangulares o romboideas, ápice redondeado, margen irregularmente crenado dentado, base redondeada, obtusa o raramente cuneada, en algunas ocasiones oblicua; haz glabro, ocasionalmente con gotitas de resina, envés piloso, 5-6(-9) pares de venas laterales; pecíolo (0.7-)1.4-2.7(-4) cm de largo; estípulas 1.5-2 mm, lineares, pubescentes. Cimas subterminales con muchas flores (50 o más), pedúnculos pubescentes; bractéolas lineares, similares a las estípulas. Flores perfectas, pediceladas, pedicelo 4-6.1(-7) mm; sépalos 5, 2.3-3 x 1.4-1.8 mm, triangulares, unidos en la base, haz glabro, envés pubescente; pétalos 5, 4-6.5 x (1.5-)2-2.5(-3) mm, elípticos, blancos, erectos, revolutos en el ápice, pubescentes por fuera; estambres 10, 5 fértiles, 5 estaminodios, más grandes que el cáliz; filamentos planos, anchos y alados, con dos dientes en el ápice, glabros del lado adaxial, pubescentes abaxialmente; anteras elípticas, apiculadas; ovario 5-locular, piloso; estilo pubescente; estigma con 5 lóbulos esféricos. Fruto y semillas desconocidos.

TIPO: México, Guerrero, 8 km al NE de Carrizalillo, camino a Mezcala, municipio de Eduardo Neri, 1600 m, bosque de *Quercus*, 7.X.1996, *R. Cruz Durán 975* (holotipo: FCME; isotipos por distribuirse).

Material adicional examinado: Cañón del Zopilote, municipio de Eduardo Neri, IX.1932, *H. Bravo 3223* (MEXU); 8 km al NE de la carretera México-Acapulco, sobre la desviación a Hutziltepec, municipio de Eduardo Neri, 1400 m, bosque tropical caducifolio, 10.XI.1993, *M. E. García Granados 88* (FCME); 10 km de Mezcala, rumbo a Carrizalillo, municipio de Eduardo Neri, 1500 m, bosque de *Quercus*, 24.XI.1994, *M. Martínez Gordillo 1012* (FCME); 19 km al SO de la desviación Mezcala-Milpillas, municipio de Eduardo Neri, 1560 m, bosque de *Quercus, S. Valencia A. 1069* (FCME); aprox. 20 km al S de San Juan Las Joyas, rumbo a Chilapa, municipio de Ahuacotzingo, 1440 m, bosque tropical caducifolio, 28.VI.1987, *M. Martínez Gordillo 308* (FCME).

El nombre de la especie honra a la Dra. Helia Bravo, por haber sido la primera persona que colectó a *Pterostemon bravoanus* y por su extensa obra taxonómica en la familia Cactaceae que incluye la revisión de todas las especies mexicanas.

La planta se ha colectado en el estado de Guerrero, en bosque tropical caducifolio y en bosque de *Quercus*, preferentemente en zonas sombreadas y húmedas y con suelos calizos derivados de la Formación Morelos, entre los 1000 y los 1600 m de altitud. Las poblaciones que se conocen no son abundantes y podría pensarse que se trata de una especie fuertemente amenazada. Florece de julio a noviembre.

Pterostemon bravoanus es fácil de distinguir de *P. mexicanus* Schauer y *P. rotundifolius* Ramírez por la menor talla de sus flores y por el mayor tamaño de sus hojas, además de contar con más flores (50-100) en cada cima. A continuación se presenta una clave que facilita su determinación.

1 Hoja flabelada; pecíolo 0.4-0.7 cm; inflorescencia casi sésil, con 20 flores o menos; pedicelo 1.8-3 mm de largo; cáliz con glándulas entre los sépalos; habita en Guanajuato, Querétaro, Hidalgo y norte de Puebla .... *Pterostemon mexicanus*

1 Hoja elíptica u orbicular-elíptica, pecíolo 1-3.5 cm de largo; inflorescencia pedunculada, con más de 20 flores; pedicelo 4.6-6 mm de largo; cáliz sin glándulas entre los sépalos; plantas que crecen en el sur de Puebla, así como en Oaxaca y Guerrero.

2 Hoja 2-3.5 x 1.8-3.2 cm, margen dentado, revoluto; cimas paucifloras, con menos de 50 flores; pétalos 7-8 x 3.5-4 mm, obovados, reflejos; se encuentra en matorrales xerófilos en el sur de Puebla y áreas contiguas de Oaxaca .... *Pterostemon rotundifolius*

2 Hoja 3.5-9(-13) x (2.5-)4-7(-9) cm, margen crenado dentado, no revoluto, cimas multifloras, con más de 50 flores; pétalos 4-6.5 x (1.5-)2-2.5(-3) mm, oblanceolados, erectos; crece en bosques tropicales caducifolios y bosques de *Quercus* de Guerrero .... *Pterostemon bravoanus*

Pterostemon mexicanus está distribuido al norte del Eje Neovolcánico, en cambio *P. bravoanus* y *P. rotundifolius* se encuentran al sur de esa cadena montañosa; a su vez las dos últimas especies están separadas por barreras climáticas. De este modo, el surgimiento del Eje Neovolcánico y los cambios climáticos debieron jugar papeles importantes en el origen de las tres especies del género.

La ubicación del género *Pterostemon* ha sido objeto de controversia en las clasificaciones más renombradas del presente siglo: Engler (1928) lo incluye en la familia Saxifragaceae, aunque reconoce que sus características peculiares (hábito arbustivo, estípulas y ausencia de endospermo) lo hacen pertenecer a una subfamilia unigenérica, las Pterostemonideae. Por otro lado, Small (1905), Hutchinson (1967) y Takhtajan (1988) consideran que el género es suficientemente diferente para constituir una familia distinta: las Pterostemonaceae. Cronquist (1981) reubica a *Pterostemon* en las Grossulariaceae y apunta que: "The family Grossulariaceae as here defined certainly encompasses a great deal of diversity and even some of the larger genera are highly variable, but the mutual relationships among the genera are also widely admitted. By drawing the boundaries as I have done, we come up with a fairly well defined group of reasonable size that can usefully be compared with the other woody families related to the Saxifragaceae". Es claro que la polémica sobre la posición del género aún está lejos de resolverse.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al M. en C. Mario Sousa el préstamo de los ejemplares de *Pterostemon* del Herbario Nacional (MEXU), al Sr. Rosendo Martínez la ilustración de la planta y al Biól. Ramiro Cruz Durán sus valiosas colectas.

LITERATURA CITADA

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. 1261 pp.

Engler, A. 1928. Saxifragaceae. In: Engler A. y K. Prantl (eds.). Die natürlichen Pflazenfamilien. 2a. ed. Wilhelm Engelmann. Leipzig. Vol. 18a. pp. 74-226.

Hutchinson, J. 1967. The genera of flowering plants (Angiospermae). Oxford at the Clarendon Press. Londres. Vol. I. 659 pp.
Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. Acta Bot. Mex. 15: 47-64.
Small, J. K. 1905. Pterostemonaceae. North Amer. Flora 22: 183.
Takhtajan, A. 1988. Floristic regions of the world. University of California Press. Berkeley. 522 pp.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:27-30

UNA NUEVA SUBESPECIE DE *GENTIANA OVATILOBA* (GENTIANACEAE)

JOSE ANGEL VILLARREAL QUINTANILLA

Departamento de Botánica
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
25315 Buenavista, Saltillo, Coahuila

RESUMEN

Se propone a *Gentiana ovatiloba* Kusn. ssp. *michoacana* Villarreal como un nuevo taxon del centro de México. La población descrita aquí presenta los lóbulos del cáliz notablemente foliáceos y extendidos, hojas anchamente elípticas a ovadas y lóbulos de la corola más pequeños que la subespecie típica. Se incluye la ilustración correspondiente.

ABSTRACT

Gentiana ovatiloba Kusn. ssp. *michoacana* Villarreal is proposed as a new taxon from central Mexico. The population here described as a new subspecies is characterized by spreading, broadly foliaceous calyx lobes, broadly elliptic to ovate leaf blades and corolla lobes smaller than those of the typical subspecies. An illustration is presented.

Durante la preparación del manuscrito correspondiente a la familia Gentianaceae para la Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes se encontró que los ejemplares de *Gentiana ovatiloba* colectados en Michoacán muestran significativas diferencias con la descripción de Pringle (1977) y con los demás especímenes conocidos de esta especie. Lo anterior nos lleva a proponer la categoría de subespecie para esta variante.

Gentiana ovatiloba Kusn. ssp. **michoacana** Villarreal, ssp. nov. Fig. 1.

Gentianae ovatilobae ssp. *ovatilobae* similis sed differt lobis calycis foliaceis patentibus, foliis late ellipticis ad ovatis et corollae lobis minoribus.

Planta perenne con raíz pivotante que da lugar a tallos tendidos de 10 a 20 cm de largo, delgados, de 0.6 a 1.0 mm de grueso, ligeramente alados, glabros a puberulentos, simples; hojas opuestas, pecíolos de 1 a 2 mm de largo, usualmente puberulentos, limbos extendidos, ampliamente elípticos a ovados, de 10 a 18 mm de largo y 6 a 12 mm de ancho, ápice obtuso a redondeado, base redondeada, decurrente en el pecíolo, borde entero, ligeramente engrosado, trinervados, glabros, delgados; flores solitarias o en cimas, terminales y axilares en la porción terminal del tallo; pedicelos de 5 a 10 mm de largo; cáliz campanulado, el tubo de 5 a 7 mm de largo, ápice truncado, lóbulos ampliamente elípticos a ovados, estrechos en la base, de 6 a 8 mm de largo, de 3 a 4 mm de ancho,

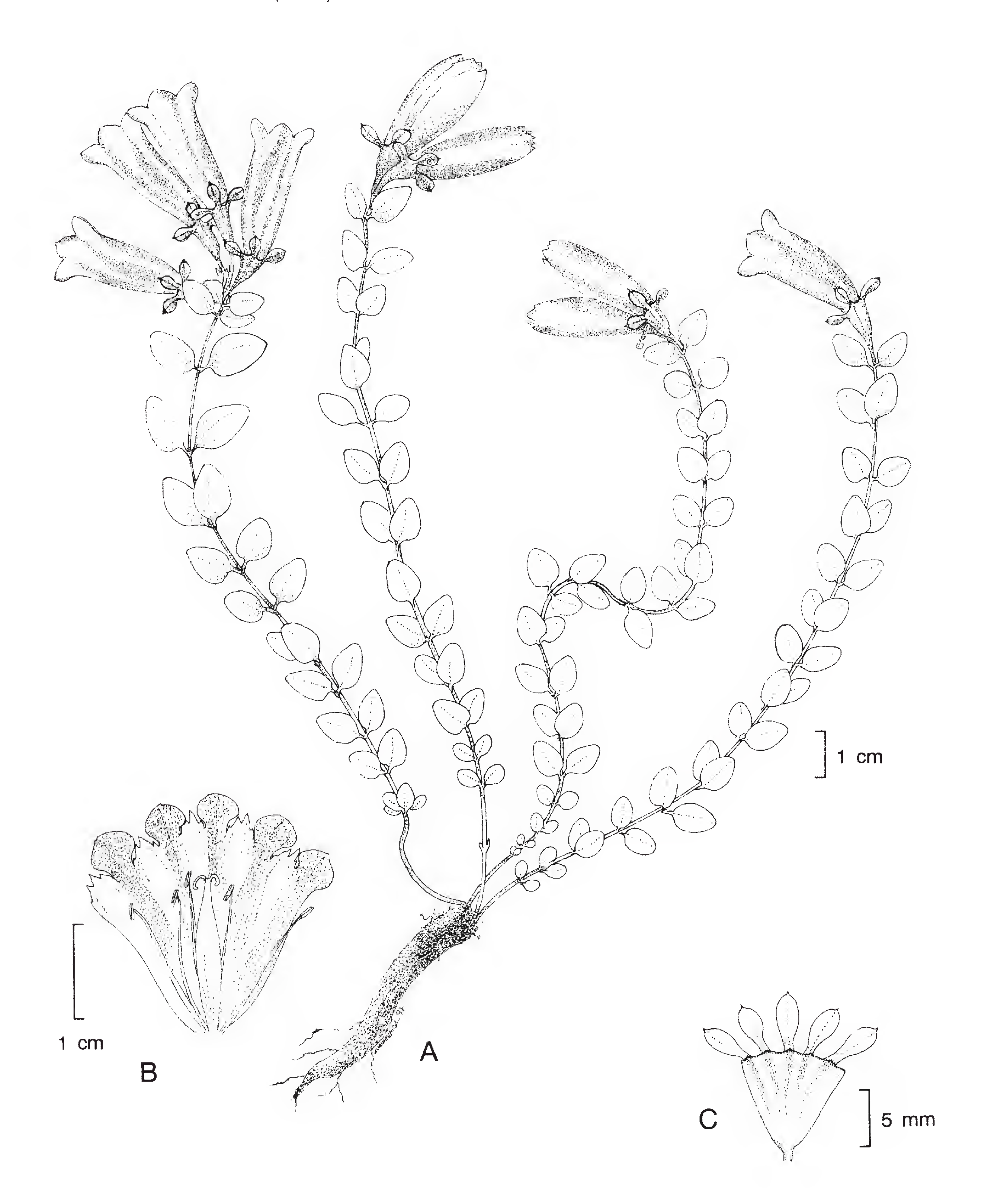


Fig. 1. *Gentiana ovatiloba* Kusn. ssp. *michoacana* Villarreal. A. planta completa; B. flor disecada; C. cáliz disecado. (Tomado del holotipo).

extendidos; corola campanulada, de 2.5 a 3 cm de largo, morada con bandas de color blanco-crema en los apéndices interpetalinos, lóbulos ovados a oblatos, ligeramente apiculados, de 4 a 6 mm de largo y 4 a 6 mm de ancho, apéndices interpetalinos bicuspidados, de 1 a 2 mm de largo; estambres con filamentos soldados al tubo de la corola, la porción libre menor que la soldada, anteras de 3 mm de largo; pistilo estrechamente elipsoide, de 10 mm de largo, estilo corto, estigma bilobulado.

TIPO: México. Michoacán. Mpio. de Zinapécuaro, lado SE del Cerro San Andrés, 3330 m, bosque de *Abies* en pastizal, 9.XII.1988. *M. J. Jasso 666* (Holotipo: MEXU, Isotipos: EBUM, IEB).

Material adicional examinado: Michoacán: Mpio. de Zinapécuaro, parte alta del Cerro San Andrés, 3430 m, pastizal con bosque de pino, 9.XII.1988. *S. Zamudio* y *E. Pérez 7089* (IEB).

Gentiana ovatiloba se distribuye en las partes altas de las montañas del Eje Neovolcánico y de la Sierra Madre del Sur en los estados de México, Distrito Federal, Puebla, Veracruz y Oaxaca, además de poblaciones de las porciones elevadas del oeste de Guatemala. La especie presenta variación en el tamaño de la planta, espaciamiento de las hojas y número de flores por tallo, debidas a las condiciones microambientales en que se desarrolla (Pringle, 1977). Las hojas varían usualmente de lanceoladas en las áreas del centro de México, a elípticas en las poblaciones de Oaxaca y Veracruz.

La subespecie *michoacana* presenta como características distintivas los tallos delgados, las hojas ampliamente elípticas a ovadas y los lóbulos del cáliz extendidos, anchamente elípticos a ovados. Se asemeja asimismo a *G. chazaroi* Iltis, conocida de Durango (Iltis, 1994), de la que difiere, sin embargo, en sus flores notablemente más grandes. Una comparación más detallada de la nueva subespecie con los taxa relacionados se presenta en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Comparación de algunos caracteres de tres taxa relacionados de *Gentiana*.

Carácter	*G. ovatiloba* ssp. *michoacana*	*G. ovatiloba* ssp. *ovatiloba*	*G. chazaroi*
Grosor del tallo	1.0-1.2 mm	1.5-2.0 mm	1.5-2.0 mm
Forma de la hoja	ampliamente elíptica a ovada	lanceolada a elíptica	elíptico-ovada a espatulada
Proporción largo/ ancho de la hoja	1.2-1.6	2.5-6	1-3
Base de la hoja	redondeada	redondeada	atenuada
Textura de la hoja	delgada	gruesa-suculenta	gruesa-suculenta

Cuadro 1. Continuación.

Carácter	*G. ovatiloba* ssp. *michoacana*	*G. ovatiloba* ssp. *ovatiloba*	*G. chazaroi*
Forma de los lóbulos del cáliz	ampliamente elípticos a ovados	lanceolados a estrechamente elípticos	lanceolados a estrechamente elípticos
Ancho de los lóbulos del cáliz	3-4 mm	1-2 mm	0.6-1.5 mm
Posición de los lóbulos del cáliz	extendidos	erectos	erectos
Largo de la corola	2.5-3 cm	2.5-4.5 cm	1.2-1.9 cm
Largo de los lóbulos de la corola	3-5 mm	5-7 mm	6-7 mm

G. ovatiloba está formada por una serie de poblaciones de plantas subalpinas que crecen a 3100-3900 m s.n.m. en pastizales en medio de bosque de coníferas. La nueva subespecie representa el extremo occidental del área conocida de este complejo, sólo colectada hasta ahora del Cerro San Andrés, aislada del resto de las poblaciones de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Jerzy Rzedowski por la revisión del manuscrito y la diagnosis en latín, así como a los revisores anónimos por enriquecer la presentación del artículo. La ilustración es obra del señor Cuauhtémoc González de León.

LITERATURA CITADA

Iltis, H. H. 1994. *Gentiana chazaroi* (Gentianaceae), a new western Mexican species. Acta Bot. Mex. 26: 1-5.

Pringle, J. S. 1977. Taxonomy and distribution of *Gentiana* (Gentianaceae) in México and Central America. I Sect. *Pneumonanthe*. Sida 7: 174-217.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:31-41

LOS ASCOMYCETES *ACANTHONITSCHKIA*, *CORYNELIA*, *LOPADOSTOMA* Y *CAMAROPS* EN MEXICO

Felipe San Martin Gonzalez

y

Pablo Antonio Lavin

Biodiversidad Tamaulipeca, A.C.
Sierra Hermosa 617
Fracc. Villa Real
87010 Ciudad Victoria, Tamaulipas

RESUMEN

Se describen e ilustran los pirenomicetos *Acanthonitschkia argentinensis* Speg. (Sordariales, Nitschkiaceae), *Camarops ustulinoides* (P. Henn.) Nannf. y *C. polysperma* (Mont.) J. H. Miller (Boliniaceae), *Corynelia oreophila* (Speg.) Starb. (Coryneliales, Coryneliaceae) y *Lopadostoma turgidum* (Pers.: Fr.) Traverso (Xylariales, Xylariaceae). Se provee una clave para las especies de *Camarops* del continente americano.

ABSTRACT

The pyrenomyceteous fungi *Acanthonitschkia argentinensis* Speg. (Sordariales, Nitschkiaceae), *Camarops ustulinoides* (P. Henn.) Nannf. and *C. polysperma* (Mont.) J. H. Miller (Boliniaceae), *Corynelia oreophila* (Speg.) Starb. (Coryneliales, Coryneliaceae), and *Lopadostoma turgidum* (Pers.: Fr.) Traverso (Xylariales, Xylariaceae), are described and illustrated. A key for *Camarops* species of the American Continent is provided.

Poco se conocen la taxonomía y nomenclatura de los hongos pirenomicetos de México que destruyen madera y parasitan hojas de plantas que habitan bosques tropicales, mesófilos y de encino. La mayoría de esos hongos pertenece a los ordenes Dothideales, Diatrypales, Coryneliales y Xylariales de los Ascomycetes. Tales pirenomicetos juegan un papel ecológico importante, pues en los bosques donde evolucionan contribuyen a mantener el equilibrio poblacional de los elementos de la flora, reciclan nutrientes, evitan el deslave de restos vegetales en el suelo y participan en la formación del mismo (Hedger et al., 1993).

En esta contribución se describe a *Acanthonitschkia argentinensis* Speg., que parasita madera en un bosque de encino mezclado con elementos tropicales localizado en la Huasteca Potosina, a *Lopadostoma turgidum* (Pers.: Fr.) Traverso, que descompone madera en un bosque de *Quercus* spp. de Tamaulipas, y a *Corynelia oreophila* (Speg.)

Starb., un importante patógeno foliar de *Podocarpus reichei* Buch. et Gray en bosques mesófilos de montaña de Chiapas y Tamaulipas.

También se proporcionan las características morfológicas de *Camarops ustulinoides* (P. Henn.) Nannf. y *C. polysperma* (Mont.) J. H. Miller, la primera recolectada en un bosque mesófilo de Chiapas y en un matorral submontano de Nuevo León, la segunda encontrada en una selva mediana subcaducifolia de la Huasteca Potosina. Por último, mediante consultas bibliográficas, uso de los datos de las especies mexicanas aquí descritas y el estudio de exsiccata de los herbarios WSP y CLS-BPI (ver Holmgren et al., 1990), se diseñó una clave dicotómica para las especies de *Camarops* encontradas en el continente americano hasta el presente; en dicha clave, en el paréntesis que se abre después del epíteto específico, se encuentra la referencia bibliográfica donde se puede ampliar la información sobre el taxon que se menciona.

Los especímenes descritos se encuentran depositados en ITCV y en el herbario personal de Ascomycetes de Felipe San Martín.

La manera de recolectar, herborizar e identificar los especímenes se puede consultar en San Martín y Rogers (1995) y San Martín (1996a).

Acanthonitschkia argentinensis Speg., Anal. Mus. Nal. Buenos Aires, III. 10: 116. 1908. Fig. 1. A, B, C.

Subículo escaso, compuesto de hifas de color café obscuro a negro, de 8-12 µm de ancho, con setas negras de extremos agudos, de 80-100 µm de largo x 8-10 µm de ancho. Ascocarpos negros, separados o agrupados, esféricos cuando completos, en forma de tambor cuando colapsados, constreñidos hacia su base, sésiles, de 0.3-0.4 mm de ancho x 0.4-0.7 mm de alto, cubiertos de setas espinosas como las del subículo. Sin ostiolos. Con restos de "cuerpos de expansión" (Quellkörper). Células del peridio con Poros de Munk. Ascos cilíndricos, octosporados en forma biseriada o desarreglada, con estípites largos, de 24-34 µm de longitud total x 6-8 µm de ancho, la parte esporígena de 12-15 µm de largo, sin anillo apical o éste muy reducido e inamiloide. Ascosporas alantoides, hialinas con tintes oliváceos, marcadamente curvas o no, con extremos redondeados, de (4-)5-8 x 1.5-2.5 µm.

Espécimen estudiado: San Luis Potosí, km. 49 carretera Cd. Valles-Tamasopo, sobre madera en un bosque de *Quercus* spp. mezclado con plantas tropicales, 7.VIII.1995, *San Martín 5001S* (ITCV).

La presencia en el material mexicano de setas en subículo y ascocarpos, así como la forma semicircular de la mayoría de las ascosporas alantoides, son caracteres diagnósticos para *A. argentinensis*.

Esta especie ha sido citada de Puerto Rico (Fitzpatrick, 1923), Argentina (Spegazzini, 1908) y Ghana (Hughes, 1953). Con *Acanthonitschkia* el número de géneros y especies de Nitschkiaceae citados de México aumenta a 6 y 7, respectivamente (ver San Martín, 1996b).

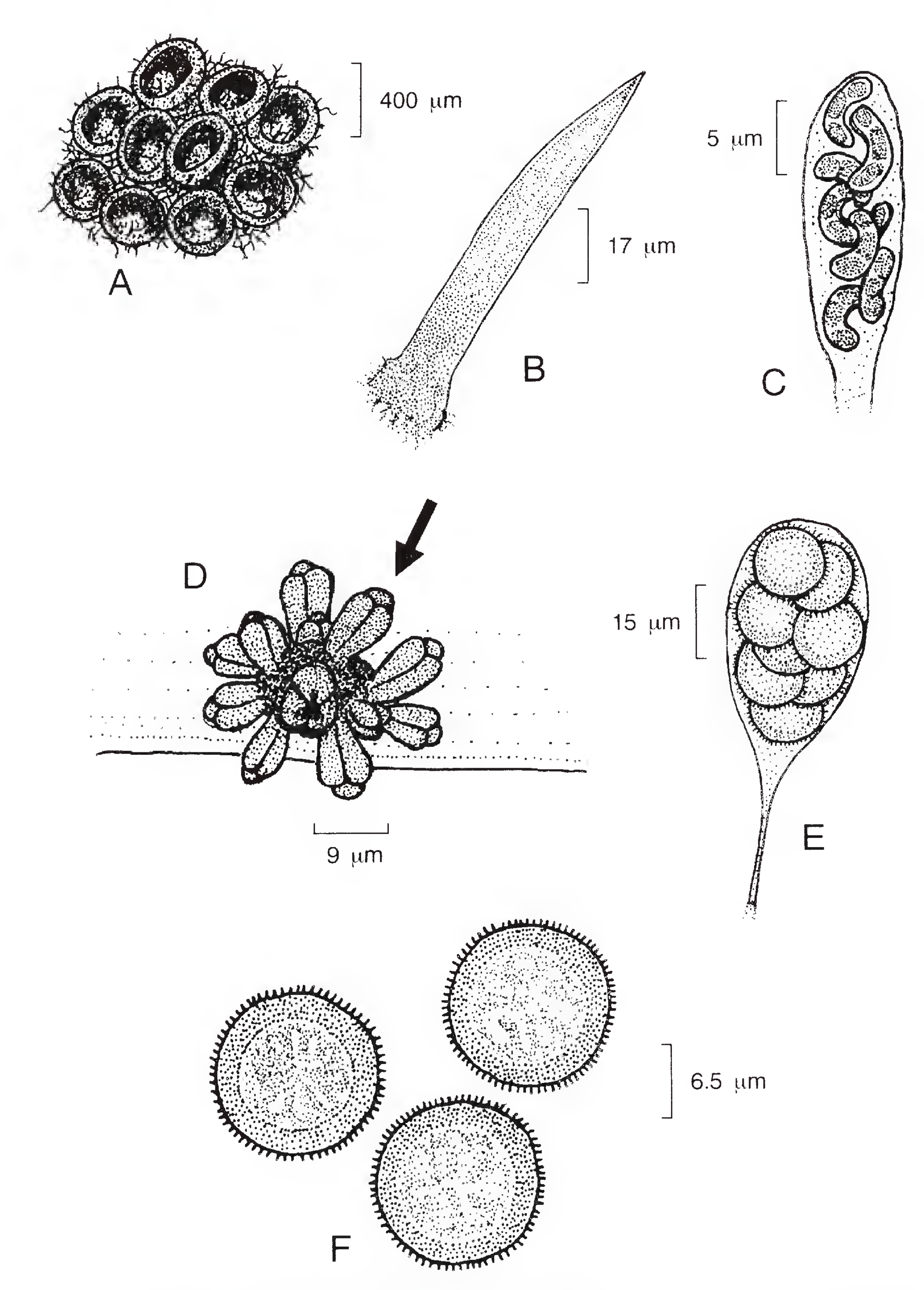


Fig. 1. A, B, C. *Acanthonitschkia argentinensis*: A. estromas; B. seta del subículo y superficie de los ascocarpos; C. asco con ascosporas. D, E, F. *Corynelia oreophila*: D. estromas con ascomas de extremos trilobados (flecha); E. asco octosporado; F. ascosporas equinuladas.

Corynelia oreophila (Speg.) Starb., Ark. Bot. 5: 18-20. 1905. Fig. 1. D, E, F.

Estromas errumpentes por el haz y envés de las hojas, de 1.5-4 mm de largo x 1.5-3.5 mm de ancho, redondos a ovales, cada uno con 6-22 ascomas claviformes, erectos a semipostrados, de 0.8-1.5 mm de alto x 0.3-0.7 mm de ancho, tri o bilobulados, con dehiscencia apical a través de 2-3 hendiduras. Textura carbonosa. Superficie lisa con excepción de los extremos apicales ascomáticos. Exterior de color café obscuro a negro, interior blanquecino al principio después negruzco. Peritecios piriformes, 2 a 3 por ascoma, de 0.3-0.4 mm de diámetro. Ascos subglobosos, octosporados, con ascosporas arregladas en forma bi o triseriada, bitunicados, con estípites largos, de (88-)92-110 µm de longitud total x (14-)22-36 µm de ancho, la parte esporal de (38-)42-50 µm, sin anillo apical o éste muy reducido e inamiloide. Ascosporas de color café claro a café obscuro, redondas, con la superficie equinulada, de (11-)14-15 µm de diámetro.

Especímenes examinados: Tamaulipas, municipio de Gómez Farías, Reserva de la Biosfera El Cielo, rancho El Cielo, parasitando hojas de *Podocarpus reichei* Buch. et Gray en un bosque mesófilo de montaña, 13.III.1986, *García 4965* (ITCV); ibid., parasitando hojas de *Podocarpus reichei* en un bosque mesófilo de montaña 17.VII.1987, *San Martín 248*, (ITCV); municipio de Gómez Farías, Reserva de la Biosfera El Cielo, San José a la altura de la cabaña de la ex Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, parasitando hojas de *P. reichei* en un bosque mesófilo de montaña, 21.III.1989, *García 6002* (ITCV).

Corynelia oreophila es un reconocido patógeno foliar de *Podocarpus* spp. Se diferencia de géneros cercanos como *Coryneliospora y Lagenulopsis* por la presencia de ápices ascomáticos con dehiscencia longitudinal y no apicalmente perforados (Fitzpatrick, 1920a, 1951). El hongo ha sido registrado de Brasil, Chile, Colombia, Bolivia y Costa Rica (Fitzpatrick, 1920b), en México de Huachinango, Puebla, en hojas de *P. reichei* (Johnston y Minter, 1989). *Corynelia oreophila* (Speg.) Starb., *C. brasiliensis* Fitz., *C. portoricensis* Fitz. y *C. jamaicensis* Fitz. son especies estrechamente relacionadas, todas parasitan hojas de *Podocarpus* y se separan como sigue: *C. jamaicensis* y *C. portoricensis* han sido recolectadas sólo en islas caribeñas (en Jamaica y Cuba la primera y en Puerto Rico la segunda), ambas desarrollan ascos con tres ascosporas. Por otra parte, *C. oreophila* y *C. brasiliensis* se caracterizan por sus ascos octosporados, parasitan al mismo hospedante y se distribuyen exclusivamente en partes altas de Centro y Sudamérica, la primera presenta ascomas con extremos bi o trilobados y la segunda los tiene aguzados (Fitzpatrick, 1951).

Una de las correlaciones cardinales para separar Euascomycetes de Loculoascomycetes, a saber: ascos unitunicados en ascohimenios = Euascomyctes y ascos bitunicados en ascostromas = Loculoascomycetes, aparentemente no se cumple en Coryneliales. Con frecuencia se escribió que dicho orden era "incongruente" por el hecho de presentar ascos unitunicados en un ascostroma (McCormack, 1936; Funk, 1963). Luttrell (1955) intentó explicar la "incongruencia" argumentando que los Coryneliales debieron presentar en alguna fase de su evolución paredes periteciales especializadas asociadas a un desarrollo ascohimenial, el cual en un momento se perdió, de tal suerte que a la fecha lucen ascostromáticos. Johnston y Minter (1989) resolvieron la controversia al demostrar que *Corynelia*, *Lagenulopsis*, *Fitzpatrickiella* y *Tripospora* presentan ascos con más de una

túnica funcional. Nuestras observaciones de ascos jóvenes de *C. oreophila* así lo demuestran.

La presencia de *C. oreophila* en el estado de Tamaulipas coincide con la de su hospedante *P. reichei*, el que al parecer tiene el límite de su distribución al norte en esa entidad, donde también se encuentra el extremo boreal del área del bosque mesófilo de montaña (Puig y Bracho, 1987), denominado asimismo bosque nublado, selva nublada, bosque de neblina y bosque nebuloso (Rzedowski, 1996).

Lopadostoma turgidum (Pers.: Fr.) Traverso. Flora Italica Cryptogama 1: 170. 1906. Fig. 2. A, B.

Estroma reducido, confinado a la parte superior a manera de pústulas con ostiolos periteciales conspicuos, muy parecido a un clípeo, errumpente, de 0.5-1 mm de largo x 0.5-0.7 mm de ancho.Textura carbonosa. Superficie lisa con protrusiones ostiolares. Exterior negro, interior al principio blanco, correoso, después negruzco. Peritecios piriformes con largos cuellos rematados en ostiolos individuales o confluentes, arreglados en forma valsoide y en contacto con el substrato, de 0.25-0.35 mm de diámetro. Ostiolos conspicuamente papilados. Ascos cilíndricos, octosporados en una serie lineal, de 88-119 µm de longitud total x 4-4.5 µm de ancho, la parte esporígena de 63-79 µm, con anillo apical amiloide cuadrado, de 1-2 µm de ancho x 1.5 µm de alto. Ascosporas de color café claro a café, elipsoides a elipsoides desiguales, con los extremos redondeados, 8-9.5(-11) x 3.5-4 µm, con línea germinal recta, inconspicua, a todo lo largo del propágulo en su parte convexa.

Espécimen examinado: Tamaulipas, municipio de Victoria, El Madroño, en madera muerta de *Quercus* sp. en un bosque de encino, IX.1992, *San Martín 1487* (ITCV); ibid., en madera de *Quercus* sp. en un bosque de encino, IX.1995, *San Martín 1551* (ITCV).

Ju et al. (1993) estudiaron el holomorfo de *Lopadostoma turgidum* a partir de colecciones provenientes de Austria, Francia y México. Las ascosporas de los especímenes miden de 8-11.5 µm de largo, intervalo más corto que el citado por quienes han estudiado la especie i.e. 8-12 µm (Nitschke, 1867; Winter, 1887; Ellis y Everhart, 1892; Traverso, 1906; Arx y Müller, 1954) y 10-13 µm (Munk, 1957; Dennis, 1978).

Es interesante resaltar que Saccardo (1908) describió como *Anthostoma*, a *L. turgidum* var. *minus* Sacc. Probablemente los ejemplares aquí descritos coincidan bien con los citados por el gran micólogo italiano. Infortunadamente, el tipo de *L. turgidum* var. *minus* no estuvo disponible para este estudio.

EL GENERO *CAMAROPS*

Camarops pertenece a la familia Boliniaceae de los Ascomycetes y se le distingue por sus estromas de color blanquecino, amarillento, café rojizo, lacados a casi negro, aplanados a definitivamente erectos y estipitados, errumpentes o superficiales en la madera. Los peritecios son tubulares, piriformes u ovoides, monósticos o polísticos, con cuellos

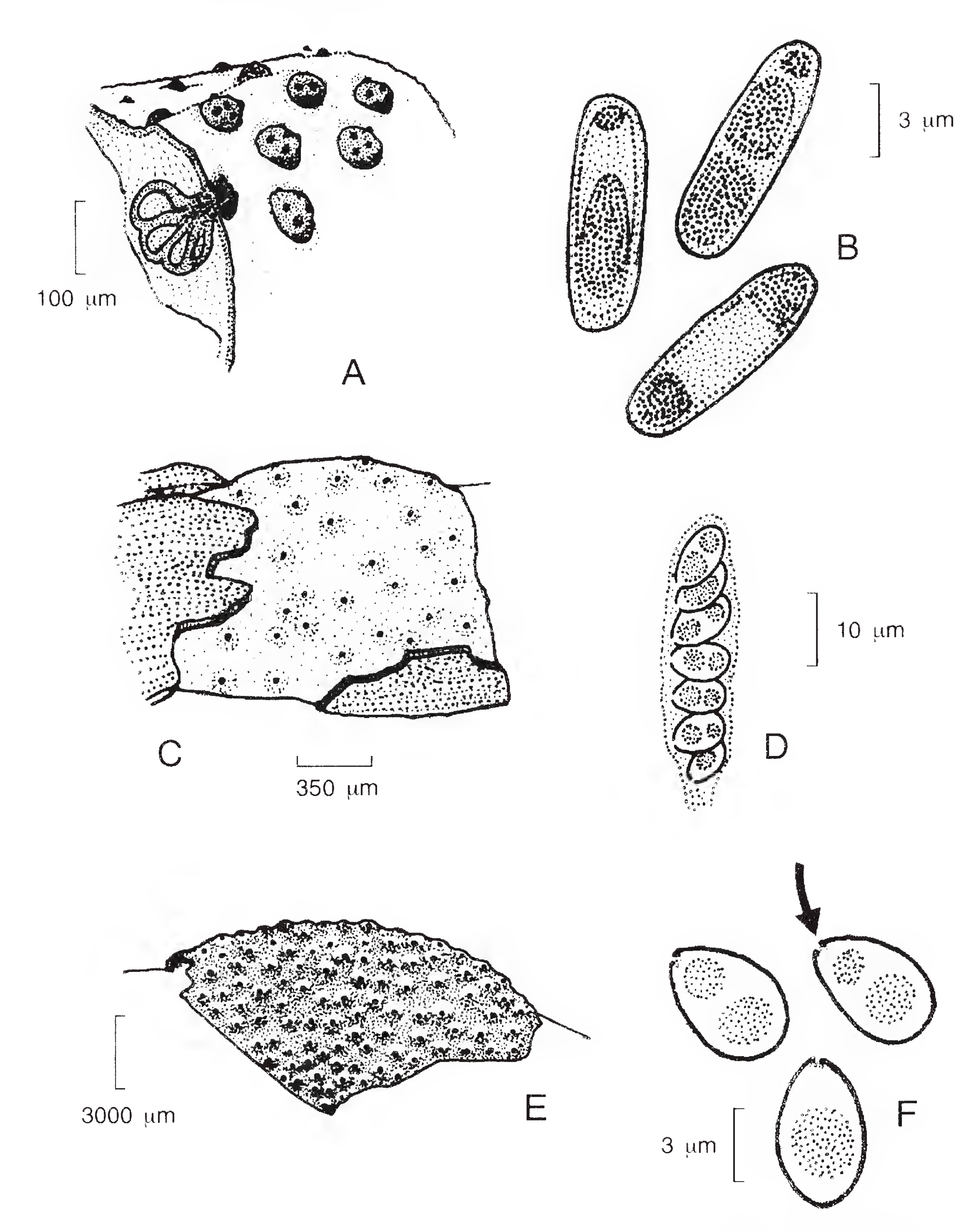


Fig. 2. A, B. *Lopadostoma turgidum*: A. estromas con peritecios valsoides; B. ascosporas. C, D. *Camarops polysperma*: C. estroma errumpente con ostiolos espaciados; D. asco con ascosporas. E, F. *Camarops ustulinoides*: E. estroma con ostiolos muy próximos entre sí y de bordes elevados; F. ascosporas con un poro germinativo (flecha).

perifisados que desembocan en ostiolos umbilicados, papilados o protuberantes a manera de dedos. Los ascos son cilíndricos, octosporados, pedicelados, sin anillos apicales o muy reducidos. Las ascosporas son elipsoides a casi alantoides, o ligeramente obladas, subhialinas a cafés obscuras con un poro germinal colocado en un extremo; la excepción es *C. biporosa* Rogers et Samuels (1987), la cual presenta un poro germinal en cada extremo. Los anamorfos se desconocen.

La posición de la familia Boliniaceae en el esquema taxonómico de los Ascomycetes es objeto de controversia: para Eriksson y Hawksworth (1993) es una familia *incertae sedis*, para Rogers (1994) es miembro de los Xylariales.

ESPECIES DE *CAMAROPS* ENCONTRADAS EN MEXICO

Camarops polysperma (Mont.) J. H. Miller, Trans. Brit. Mycol. Soc. 15: 151. 1930. Fig. 2. C, D.

Estromas aplanados, errumpentes, de 1-2.5 cm de largo x 0.5-1 cm de ancho, externamente con una capa ectostromática blanquecina, después negruzcos; internamente blanquecinos. Textura suave al principio, después carbonosa. Superficie lisa con protuberancias ostiolares. Peritecios tubulares, monósticos, de 3-4 mm de alto x 0.35-0.45 mm de ancho. Ostiolos umbilicados, con el margen ligeramente levantado. Ascos cilíndricos, octosporados en forma parcialmente biseriada, con estípites largos, de 60-70.5 µm de longitud total x 3.5-4 µm de ancho, la parte esporígena de 36-38 µm, sin anillo apical pero en su lugar con un engrosamiento inamiloide en los ascos jóvenes. Ascosporas oliváceas a cafés claras, elipsoides a más o menos alantoides, con un extremo redondeado y el otro más aguzado, de 5-6.5 x 2.5-3 µm, con un poro germinal en el extremo aguzado.

Especímenes examinados: San Luis Potosí, municipio de Valles, Hotel Taninul, km. 15 carr. Cd. Valles-Tampico. 245 m s.n.m., sobre madera muerta de "palo de sol" en una selva baja subcaducifolia, 6.VIII.1995, *San Martín 5027S* (ITCV); ibid., 9.VIII.1995, *San Martín 8011S* (ITCV).

El material recolectado en México concuerda con el concepto de Miller (1930) y Nannfeldt (1972) acerca de *C. polysperma*.

Camarops ustulinoides (P. Henn.) Nannf., Svensk. Bot. Tidskr. 66: 370. 1972. Fig. 2. E, F.

Estromas áplano-pulvinados, circulares a irregulares, errumpentes, de 1-3 cm de largo x 0.9-2 cm de ancho, externamente cafés obscuros, internamente de color café claro a blanquecino. Textura carbonosa. Superficie lisa con protuberancias ostiolares. Peritecios tubulares, monósticos, de 1.5-2 mm de alto x 0.5-0.8 mm de ancho. Ostiolos umbilicados con el margen conspicuamente elevado. Ascos no vistos. Ascosporas subhialinas a cafés claras, elipsoides, con un extremo redondeado y el otro aguzado, de 4.5-5.5 -6) x 3.5-4.5 µm, con un poro germinal en el extremo aguzado.

Especímenes examinados: Chiapas, municipio de Jaltenango, camino Cerro El Triunfo-Palo Gordo, sobre madera muerta de un tocón de *Quercus* sp. en un bosque

mesófilo de montaña, 11.VI.1988, *San Martín 906* (ITCV). Nuevo León, municipio de Santiago, El Cercado, sobre madera muerta en un matorral submontano con *Quercus* spp., 23.X.1988, *San Martín 1143* (ITCV).

Estas colectas pertenecen a *C. ustulinoides*, a juzgar por la descripción de Samuels y Rogers (1987) a partir del tipo procedente de la Guyana Francesa.

Camarops ustulinoides y *C. polysperma* son muy parecidas. Del análisis del material mexicano, las siguientes diferencias pueden contribuir a la separación de ambas formas como dos especies distintas. *Camarops ustulinoides* tiene un estroma áplano-pulvinado en contraposición al definitivamente aplanado de *C. polysperma*, mismo que carece de una capa exterior de apariencia farinosa, sus ostiolos presentan un margen conspicuamente elevado, sus ascosporas elipsoidales son más cortas y anchas que las elipsoidales a algo alantoides de *C. polysperma* y su habitat es madera de *Quercus* sp. o madera de elementos de la flora que coexisten con *Quercus* spp. Al parecer estas dos especies tan parecidas han evolucionado separadamente: *C. ustulinoides* en lugares altos con *Quercus* spp. y *C. polysperma* en madera muerta de árboles de selvas tropicales. Sin duda, la obtención en cultivo del anamorfo de estos hongos contribuirá a dilucidar su apropiada disposición taxonómica, aunque Callan y Rogers (1989) indican que al parecer los miembros del género carecen de estado conidial.

CLAVE PARA LAS ESPECIES AMERICANAS DE *CAMAROPS*

1 Superficie estromática con protuberancias prominentes a manera de dedos 2
1 Superficie estromática sin protuberancias prominentes a manera de dedos 3
  2 Estromas pulvinados, errumpentes, de color negro. Ascosporas elipsoides a cilíndricas, de color café claro, 6-7(-9) x 3-4 µm .... *C. rostrata* (Romero y Samuels, 1991)
  2 Estromas innatos, errumpentes por medio de un cuello cilíndrico, comprimido, de color blanquecino a amarillento. Ascosporas elipsoides, de color café claro a café obscuro, (5-)6-6.5 x 3-3.5 µm .... *C. pugillus* (Shear, 1940, como *Sphaeria pugillus*)
    3 Ascosporas con un poro germinal en cada extremo, 9-10.5 x 4-4.5(-6) µm. Estromas pulvinados, negruzcos .... *C. biporosa* (Rogers y Samuels, 1987)
    3 Ascosporas con un poro germinal en el extremo más aguzado 4
      4 Estromas aplanados, errumpentes. Peritecios tubulares. Ascosporas elipsoides a algo alantoides, oliváceas a cafés claras, 5-6.5 x 2.5-3 µm .... *C. polysperma* (Miller, 1930)
      4 Estromas efuso-pulvinados, pulvinados, espatulados o claviformes. Con otra combinación de caracteres 5
        5 Estromas claviformes a espatulados con un estípite bien definido. Ostiolos punteados. Superficie café-amarillenta. Ascosporas elipsoides, de color café, 5.5-6(-8) x 3-3.5 µm .... *C. spathulata* (Callan y Rogers, 1989)
        5 Estromas efuso-pulvinados a pulvinados. Con otra combinación de caracteres 6

6 Ascosporas de 8 µm o más de largo 7
6 Ascosporas menores de 8 µm de largo 8
7 Estromas pulvinados a cilíndricos cortos, superficiales. Ostiolos punteados. Superficie de color gris a café. Ascosporas elipsoides a irregulares, oblatas, cafés obscuras, 9-10(-11.5) x 4.5-6 µm ....*C. rickii* (Rogers, 1981)
7 Estromas pulvinados, adheridos al substrato con toda su base, o extremadamente irregulares y adheridos al substrato sólo en partes, superficiales. Ostiolos punteados a ligeramente papilados. Superficie negruzca. Ascosporas elipsoidales, oliváceas a cafés claras, (8-)8.5-9.5 x 4-5 µm .... *C. petersii* (Hilber e Hilber, 1980)
8 Estromas pulvinados a subglobosos, conectados al substrato por una base ancha o estrecha, superficiales. Ostiolos umbilicados. Superficie café-rojiza, laqueada. Ascosporas elipsoides, oblatas, cafés claras, 5-7 x 3-4 µm .... *C. scleroderma* (Samuels y Rogers, 1987)
8 Estromas efuso-pulvinados. Con otra combinación de caracteres 9
9 Estromas errumpentes. Superficie convexa a plana, de color café obscuro, lisa. Ostiolos umbilicados con los bordes elevados. Peritecios tubulares, monósticos. Ascosporas elipsoides, subhialinas a cafés claras, 4-5(-6) x 2-2.5 µm .... *C. ustulinoides* (Samuels y Rogers, 1987)
9 Ostiolos sin bordes elevados. Con otra combinación de caracteres 10
10 Superficie convexa o irregular, al principio amarillenta, después negruzca. Ostiolos umbilicados a algo papilados. Peritecios ovalados, subdísticos. Ascosporas elipsoides, de color café, 4-5 x 2-2.5 µm. .... *C. ohiensis* (Ellis y Everhart, 1892. Como *Hypoxylon ohiense*)
10 Superficie irregular, de color café obscuro. Peritecios piriformes, polisticos. Ascosporas elipsoides a subcilíndricas, oliváceas a cafés claras, 4.5-6.5(-7) x 2-3 µm .... *C. microspora* (Hilber e Hilber, 1980)

LITERATURA CITADA

Arx, J. A., von y E. Müller. 1954. Die Gattungen der amerosporen Pyrenomyceten. Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz 11: 1-434.

Callan, B. E. y J. D. Rogers. 1989. *Camarops spathulata*: the teleomorph in agar culture. Sydowia 41: 74-78.

Dennis, R. W. G. 1978. British Ascomycetes. J. Cramer. Vaduz. 385 pp.

Ellis, J. B. y B. M. Everhart. 1892. North American Pyrenomycetes. Newfield, New Jersey. 793 pp.

Eriksson, O. E. y D. L. Hawksworth. 1993. Outline of the Ascomycetes - 1993. Systema Ascomycetum 12: 51-257.

Fitzpatrick, H. M. 1920a. Monograph of the Coryneliaceae. Mycologia 12: 206-237.
Fitzpatrick, H. M. 1920b. Monograph of the Coryneliaceae. Mycologia 12: 239-267.
Fitzpatrick, H. M. 1923. Monograph of the Nitschkiaceae. Mycologia 15: 45-67.
Fitzpatrick, H. M. 1951. Notes on *Corynelia oreophila* (Speg.) Starb. and closely related species. Mycologia 43: 437-444.
Funk, A. 1963. Studies in the genus *Caliciopsis*. Can. J. Bot. 41: 503-543.
Hedger, J. P. Lewis, y H. Gitay, 1993. Litter-trapping by fungi in moist tropical forest, In: Isaac, S., J. C. Frankland, R. Waitling y A. J. S. Whalley (eds.). Aspects of tropical mycology. Cambridge Univ. Press. Cambridge, Inglaterra. pp. 15-35.
Hilber, R. y O. Hilber. 1980. Notizen zur Gattung *Camarops* (Boliniaceae). Ceská Mykol. 34: 123-151.
Holmgren, P. K., N. H. Holmgren y L. C. Barnett. 1990. Index Herbariorum. I. The herbaria of the world. 8a. Ed. New York Botanical Garden. Bronx, Nueva York. 693 pp.
Hughes, S. J. 1953. Fungi from the Gold Coast 2. Mycol. Pap. 50: 1-233.
Johnston, P. R. y D. W. Minter. 1989. Structure and taxonomic significance of the ascus in the Coryneliaceae. Mycol. Res. 92: 422-430.
Ju, Y.-M., F. San Martín y J. D. Rogers. 1993. Three xylariaceous fungi with scolecosporous conidia. Mycotaxon 47: 219-228.
Luttrell, E. S. 1955. The ascostromatic Ascomycetes. Mycologia 47: 511-532.
McCormack, H. W. 1936. The morphology and development of *Caliciopsis pinea*. Mycologia 28: 188-196.
Miller, J. H. 1930. British Xylariaceae. Trans. Brit. Myc. Soc. 15: 134-154.
Munk, A. 1957. Danish Pyrenomycetes. Dansk Botan. Arkiv 17: 1-491.
Nannfeldt, J. A. 1972. *Camarops* Karst. (Sphaeriales-Boliniaceae). Svensk Bot. Tidsk. 66: 335-376.
Nitschke, T. 1867. Pyrenomycetes Germanici. Breslau. 320 pp.
Puig, H. y R. Bracho. 1987. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología A. C. México D.F. 189 pp.
Rogers, J. D. 1981. *Camarops rickii* sp. nov. from Brazil and comments on *C. peltata*. Can J. Bot. 59: 2539-2542.
Rogers, J. D. 1994 In: Hawksworth, D. L. Ascomycete systematics: problems and perspectives in the nineties. Discussion 10: Families and genera of uncertain position. Plenum Press. Nueva York. 453 pp.
Rogers, J. D. y G. J. Samuels. 1987. *Camarops biporosa* sp. nov. from French Guiana. Mycotaxon 28: 415-417.
Romero, A. I. y G. J. Samuels. 1991. Studies on xylophilous fungi from Argentina. VI. Ascomycotina on *Eucalyptus viminalis* (Myrtaceae). Sydowia 43: 228-248.
Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. Acta Bot. Mex. 35: 25-44.
Saccardo, P. A. 1908. Notae Mycologicae. Ann. Mycol. 6: 553-569.
Samuels, G. J. y J. D. Rogers. 1987. *Camarops flava* sp. nov., *Apiocamarops alba* gen. et sp. nov., and notes on *Camarops scleroderma* and *C. ustulinoides*. Mycotaxon 28: 45-59.
San Martín, F. 1996a. Una nueva variedad de *Mycopepon smithii* (Ascomycetes, Pleosporales). Acta Bot. Mex. 35: 9-12.
San Martín, F. 1996b. Contribución al conocimiento de cinco géneros de la Familia Nitschkiaceae (Hymenoascomycetes: Sordariales). Acta Bot. Mex. 36: 43-52.
San Martín, F. y J. D. Rogers. 1995. Notas sobre la historia, relaciones de hospedante y distribución del género *Xylaria* (Pyrenomycetes, Sphaeriales) en México. Acta Bot. Mex. 30: 21-40.
Shear, C. L. 1940. Mycological notes. IV. Mycologia 32: 541-549.
Spegazzini, C. 1908. Hongos de la yerba mate. Anal. Mus. Nac. Buenos Aires. 3: 111-141.
Traverso, J. B. 1906. Flora Italica Cryptogama. I: Fungi. Pyrenomycetae. Societá Botanica Italiana. R. S. Casciano. 325 pp.

Winter, G. 1887. Ascomyceten: Gymnoasceen und Pyrenomyceten. In: Rabenhorst L. (ed.). Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Abtheilung 2. 2a. ed. Kummer. Leipzig. 925 pp.

Acta Botánica Mexicana (1997), 41:43-79

FIRE REGIMES AND FOREST STRUCTURE IN THE SIERRA MADRE OCCIDENTAL, DURANGO, MEXICO

PETER Z. FULE

AND

W. WALLACE COVINGTON

Northern Arizona University
School of Forestry
P.O. Box 15018
Flagstaff, AZ 86011 USA
e-mail Pete.Fule@nau.edu

ABSTRACT

Frequent, low-intensity fire is a key disturbance agent in the long-needled pine forests of western North America, but little is known about the fire ecology of the Mexican forests which have been least affected by fire exclusion. We compared fire disturbance history and forest structure at four unharvested or lightly-harvested study sites differing in recent fire history. Frequent, low-intensity fires, recurring between 4 to 5 years for all fires and 6 to 9 years for widespread fires, characterized all the sites until the initiation of fire exclusion in the mid-twentieth century at three of the four sites. Although most fires in the study area are ascribed to human ignitions, evidence of both lightning and human-caused burning was observed on the study sites. A possible connection between fire occurrence and climate was indicated by a correspondence between regional fire years and positive extremes of the Southern Oscillation index, which is associated with cold/dry weather conditions. Forest ecosystem structures differed in ways consistent with the thinning and fuel consuming effects of fire. Two sites with extended fire exclusion were characterized by relatively dense stands of smaller and younger trees, high dead woody biomass loading, and deeper forest floors. In contrast, a site which had burned following a 29-year fire exclusion period, and the final site where frequent fires had continued up to the present, were both relatively open forests dominated by larger trees. The recently burned sites had lower dead woody biomass loading, especially of rotten woody fuels, and more shallow duff layers. The high regeneration density but low overstory density at the recently burned sites is also consistent with the thinning effect of low-intensity fire. Long-term management and conservation strategies for these forests should recognize the historic role of fire disturbance as well as the potential for changes in fire intensity and ecological effects following extended fire exclusion.

RESUMEN

El fuego frecuente de baja intensidad es un agente clave de disturbio en los bosques de pinos de hojas largas del occidente de Norteamérica; sin embargo, se conoce poco de la ecología del fuego en los bosques mexicanos que han sido menos afectados por la exclusión del fuego. Comparamos la secuencia de disturbio causado por fuego y la estructura forestal de cuatro sitios, poco o no explotados, que varían en su reciente historial de fuegos. Los frecuentes incendios de baja intensidad, que se presentaron periódicamente cada 4 a 5 años, si se toman en cuenta todos los incendios, y

cada 6 a 9 años para el caso de los incendios extensos, caracterizaron todos los sitios hasta el inicio de la exclusión de fuego a mediados del siglo XX en tres de las cuatro parcelas de estudio. Aunque se considera que la mayoría de los incendios en el área son de origen humano, en los sitios de referencia se observaron evidencias de igniciones causadas tanto por las descargas eléctricas, como por el hombre. Una posible conexión entre la incidencia de los incendios y el clima quedó señalada por la correlación encontrada entre los años con incendios regionales y los extremos positivos del índice de oscilación meridional, asociados con condiciones de clima frío y seco. Las estructuras del ecosistema forestal diferían de acuerdo con los efectos del aclareo de árboles y del consumo de material combustible. Dos sitios con una larga exclusión de incendios se caracterizaron por masas relativamente densas de árboles más pequeños y jóvenes, altas cantidades de material combustible, y capas de humus más profundas. En contraste, tanto en la parcela que se quemó después de un período de exclusión de fuego de 29 años, como también en el último sitio donde los incendios frecuentes han continuado hasta el presente, se registraron bosques relativamente abiertos dominados por árboles más grandes y maduros. Las áreas de muestreo recientemente quemadas tenían menos material combustible, especialmente de madera podrida, y capas de humus menos profundas. La gran cantidad de renuevos en combinación con la baja densidad del estrato superior de los sitios recientemente quemados es también consistente con el efecto de aclareo de los incendios de poca intensidad. Las estrategias para la conservación y el manejo a largo plazo de estos bosques deben reconocer el papel histórico del disturbio causado por el fuego, así como el potencial de cambios en la intensidad de los incendios y los efectos ecológicos de una larga exclusión de fuego.

INTRODUCTION

Disturbance regimes of frequent, low-intensity fires are a keystone ecological process (sensu Holling, 1992) regulating the density, species composition, dead woody biomass, and forest floor structure of western long-needled pine ecosystems in North America (Weaver, 1943, 1951; Cooper, 1960; Covington et al., 1994; Arno et al., 1995; Swetnam and Baisan, 1996). These long-needled pines (*Pinus ponderosa*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. arizonica*, *P. jeffreyi*, *P. washoensis*, and others) form a closely-related ecological group in the section *Ponderosae* with thick bark, insulated buds, and high capability to recover from crown scorch, all of which are considered adaptations to frequent fire (Conkle and Critchfield, 1988; McCune, 1988; Barton, 1993). The temperate coniferous forests of northern Mexico are the most biologically diverse of these long-needled pine ecosystems (Bye, 1995; Felger and Wilson, 1995) and the least affected by the disruption of frequent fire regimes (Leopold, 1937; Marshall, 1962; Fulé and Covington, 1994; Baisan and Swetnam, 1995). However, with a few exceptions (e.g., Minnich, 1993; Baisan and Swetnam, 1995; Minnich et al., 1995; Villanueva-Díaz and McPherson, 1995), little is known about the role of fire or the relationship between fire and ecosystem structure in the forests of northern Mexico.

Fire ecology studies in the coniferous forests of the southwestern United States have shown that frequent fire played a key ecological role in these ecosystems by maintaining open, park-like forests of fire-adapted species, controlling tree populations, limiting accumulation of dead woody biomass and deep forest floors, cycling nutrients stored in dead organic material, and encouraging herbaceous production (Weaver, 1951; Cooper, 1960; Biswell, 1972; Covington and Moore, 1994; Covington et al., 1994; Swetnam and Baisan, 1996). Regimes of frequent, low-intensity fire were disrupted throughout the southwestern United States between 1880 and, 1900, however, by heavy grazing of domestic animals,

logging, and fire suppression associated with Euro-American settlement of the region (e.g., see Cooper, 1960; Swetnam and Baisan, 1996; Covington et al., 1994). In the absence of frequent fires, striking changes occurred: tree species less adapted to frequent fire (e.g., *Abies*, *Pseudotsuga*) have invaded mesic sites at the expense of other plants, and tree biomass, both live and dead, has steadily accumulated, contributing to increasing susceptibility to insect and disease epidemics and supporting a shift from frequent, low-intensity surface fires to increasingly larger crown fires (Cooper, 1960; Swetnam, 1990; Covington and Moore, 1994; Kolb et al., 1994; Swetnam and Baisan, 1996).

In contrast, the Mexican experience with fire has been quite different from that of the United States. Deliberate agricultural burning has long been practiced by both native and Hispanic peoples in Mexico. Despite a history of official opposition to wildfire dating back to pre-Columbian times, effective fire suppression --the combination of laws, anti-fire attitudes among the public and land managers, and adequate financial and infrastructure resources needed to systematically exclude fire-- has not been achieved in much of the country (Lumholtz, 1902; Leopold, 1937; González-Cabán and Sandberg, 1989; Rodríguez and Sierra, 1992; Chou et al., 1993). Striking differences between the dense, fire-excluded forests of the southwestern United States and the open, frequently burned forests of northern Mexico were noted as early as, 1937 by Leopold and later by Marshall (1957, 1962). They and others (González-Cabán and Sandberg, 1989; González et al., 1993; Bye, 1995; De Bano and Ffolliott, 1995) have called repeatedly for increasing fire ecology research in Mexico. Most recently, Minnich et al. (1995) found that coniferous forests of Sierra San Pedro Mártir (Baja California Norte), where unmanaged fire regimes continued, remained relatively open and dominated by pines. To our knowledge, however, the present study is the first to examine the relationship between fire regimes and ecosystem structures in the central Sierra Madre Occidental.[1]

STUDY QUESTIONS

The goal of the present study was to compare ecosystem structures at relatively undisturbed coniferous forest sites in northern Mexico which differed in recent fire history, ranging from extended fire exclusion to continuing frequent fires. We selected study sites and sampling procedures to address the following questions: What are the past and present patterns of fire occurrence on sites representing (a) extended fire exclusion, (b) fire exclusion followed by fire return, and (c) continued frequent fire? Are fires primarily of natural or human origin? Is there a relationship between climatic factors and fire occurrence? Have forest density, basal area, regeneration density, and dead biomass all increased with fire exclusion, consistent with the changes observed in long-needled pine forests of the western U.S. following fire exclusion? Finally, what are the implications of changing fire regimes for conservation and management of these forests?

[1] Some data from two of the study sites presented here was compared by Fulé and Covington (1994) and an abbreviated summary discussing all four sites was published by Fulé and Covington (1996). The present study is comprehensive, containing detailed quantitative data and comparisons not previously published.

STUDY AREA

The Sierra Madre Occidental, part of the North American cordillera linking the Rocky Mountains with the central Mexican highlands, is an important migratory pathway and a center of endemism (Perry, 1991; Toledo and Ordóñez, 1993). The exceptional biological diversity of the Sierra Madre is comparable to that of tropical rainforests (Bye, 1995; Felger and Wilson, 1995). While much of the northern Sierra Madre in Durango and Chihuahua has remained relatively undeveloped even 400 years after Spanish colonization due to the rugged and remote landscape, rapid increases in population, infrastructure development, and commercial timber exploitation, are causing substantial shifts and raising international concerns about conservation of the existing social and ecological conditions (Weaver, 1993; Bojórquez-Tapia et al., 1995). The study area, a region approximately 2,000 km^2 in size of pine-oak forests of the Sierra Madre Occidental in northwestern Durango (Fig. 1), was selected because the relatively recent advent of large-scale timber harvesting (*circa* 1970) made it possible to find examples of unharvested forest tracts for sampling. Cooperation and assistance from local landowner and forest management organizations facilitated the study.

Four study sites representing apparently different recent fire regimes were chosen within the study area for fire history and forest structure sampling (Fig. 1). Selection criteria included no (or minimal) harvesting; evidence of past fires (such as fire scars and charred wood); and apparent differences in recent fire history ranging from extended fire exclusion to continuing frequent fire up to the present (evidenced by relative amount of fuels, forest density, and relative weathering of charred wood). The first two sites, sites AV (Arroyo Verde, lat. 25°05' N, lon. 106°13' W), with extended fire exclusion, and AL (Arroyo Laureles, lat. 24°57' N, lon. 106°13' W), with continuing frequent fire, were sampled in July and August, 1993. A preliminary comparison of these two sites showed that the initiation of fire exclusion at AV was associated with increased forest density and fuel accumulation (Fulé and Covington, 1994). The third site, SP (Salsipuedes, lat. 25°15' N, lon. 106°30' W), representing fire exclusion followed by fire return, was sampled in April, 1994. All three sites were unharvested pine-oak forests. The fourth site, CB (Cebadillas, lat. 24°53' N, lon. 106°00' W), also with extended fire exclusion, was a mixed pine-oak-*Abies-Pseudotsuga* forest, representing the mixed conifer type which is relatively rare in the Sierra Madre Occidental. Some of the larger pines had been selectively harvested at CB approximately 15 years prior to sampling in April, 1994. Table 1 summarizes study site characteristics.

Table 1. Study site characteristics.

Site	Size	Elevation in m	Slope	Aspect	Forest Type
AV	70 ha	2200-2500	37%	SW	Pine-oak unharvested
CB	30 ha	2850-2950	32%	N	Pine-oak-*Abies-Pseudotsuga* selectively harvested
SP	30 ha	2300-2500	47%	W (SW & NW)	Pine-oak unharvested
AL	70 ha	2200-2500	54%	SW	Pine-oak unharvested

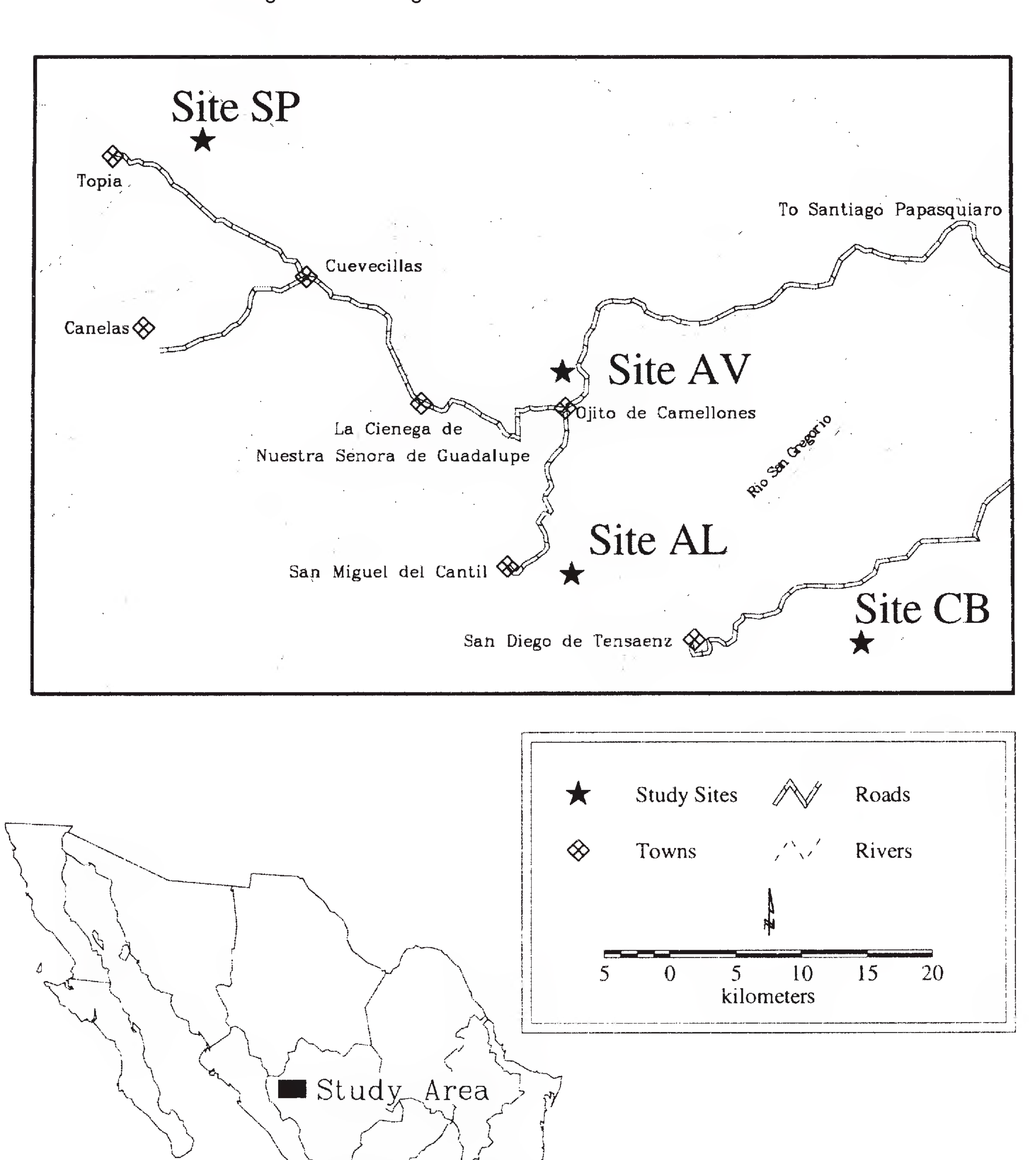


Fig. 1. Map of study area and sampling site locations.





Site AV: Scene from the northwest corner of the Arroyo Verde (AV) study site in July, 1993. The foreground shows a small clearing for cultivation, made by cutting and burning a group of trees. Similar activities appear to be the cause of some of the recent fires at several study sites, although lightning ignitions may have been a more important fire source over long periods of time. In the background is a very dense stand of small-diameter trees, primarily *Pinus lumholtzii*.

Site CB: Large *Psuedotsuga menziesii* and *Abies durangensis* trees dominate the Cebadillas (CB) site, photographed in April, 1994. Tree density appears to have increased following the exclusion of fire after 1951. Selective cutting of larger pines has enhanced the dominance of the Douglas-fir and fir in the overstory, while permitting the accumulation of dead woody biomass on the forest floor. The combination of heavy fuel loads together with continuous vertical fuels in the form of interlinked tree crowns suggests that much of this site will support a high-intensity canopy fire under dry, windy conditions.



Site SP: The effects of widespread recent fires, following 29 years of fire exclusion, are shown in this scene of the Salsipuedes (SP) site in April, 1994. Fuel accumulation over the fire-free period led to relatively intense fires in 1984 and 1993, damaging or killing many of the mature trees such as the pine in the center. Alders and oaks sprouted vigorously after the 1984 fire, but many were topkilled in 1993, as shown by the dead, small-diameter stems in the foreground. The sprouting species are resilient to these relatively intense recent fires, however, while the conifers which reproduce from seed appear to be declining.



Site AL: Periodic fires continued up to the sampling date at the Arroyo Laureles (AL) site, shown in July, 1993. Although this scene shows a relatively dense pine stand, the forest floor is relatively free of undergrowth and the lower tree boles have been pruned by repeated burning. Little dead woody biomass appears on the forest floor. Recent fires here had intense behavior at localized points, torching individual trees and even crowning through an area of several ha in the northwest corner of the site. However, the low average forest density and fuel loading maintained by the frequent fire regime indicate that this site was relatively resistant to large-scale crownfires. The AL site was selectively harvested in 1994, after our sampling.

All four study sites were communally owned, sites AV and AL by the Ejido Salto de Camellones, site SP by the Ejido Topia, and site CB by the Ejido Haciendítas. Adjacent lands included both *ejidos* and private holdings. Most surrounding land with accessible commercially-valuable timber had been selectively harvested at least once. Evidence of natural resource utilization observed on the study sites, in addition to the pine harvest at site CB, included grazing, scattered tree cutting for firewood, poles, shingles, and access to beehives. At the three pine-oak sites, one to several clearings for illicit cultivation were found. The clearings were small, ranging from 200 m^2 to 500 m^2, created by felling a patch of trees, igniting the dried vegetation, and cultivating the plot for one or more seasons. Clearings were deliberately located in steep, remote, forested areas; no firebreaks existed to prevent the burns from passing into the surrounding forest.

The regional climate pattern is dry spring conditions followed by a summer rainy season. Annual precipitation at Ojito de Camellones (elevation 2400 m) is 2200 mm (9 year average), with 80% occurring between June and October. Other weather stations at lower elevations average less annual precipitation: 1540 mm (11 year average) at San Miguel del Cantil (2250 m elevation), 1150 mm (5 year average) at Topia (1800 m elevation), and 740 mm (11 year average) at San Diego de Tensaenz (1550 m elevation). Records of temperature are less available than those of precipitation, but 1992 maximum and minimum temperatures at La Cienega, 12 km west of Ojito de Camellones at 2500 m elevation, were 18° and -8°C in January, and 28° and 7°C in August. Soils originated from igneous rocks, primarily rhyolitic with scattered basaltic and granitic outcrops (Guízar et al., 1992). The topography is characterized by high-elevation mesas dissected by steep canyons.

METHODS

Field Sampling

Sampling was carried out on systematic grids designed to simultaneously measure fire history and forest structural characteristics. The grid spacing was 150 m X 150 m at sites AV and AL (total site size 70 ha each) and 100 m X 100 m at the smaller sites SP and CB (30 ha each). Fig. 2 shows the sampling layouts at each study site.

Thirty sampling points were established at each study site and used as the center points of nested sampling plots varying in size. Fire scars were sampled at the largest scale, represented by the 150 or 100 m interplot distance. Following a search of 75 or 50 m radius centered on each sampling point, the tree catfaces apparently containing the oldest scars and/or the best record of multiple fires were selected for sampling (Arno and Sneck, 1977; Swetnam and Baisan, 1996). Because of the ongoing fire regimes or recent onset of fire exclusion at the study sites, most fire scar samples were taken as partial cross sections cut from living trees, although samples from snags, logs, and stumps were also collected. The geographic location of each fire scar sample was referenced (distance and bearing) to the sample point center. Fig. 2 maps fire scar sample locations relative to the plot sampling grid and lists sample identification numbers.

Overstory vegetation was sampled on circular plots 200 m^2 in size (radius = 7.98 m) centered on each sampling grid point. In the context of this study, all woody plants over

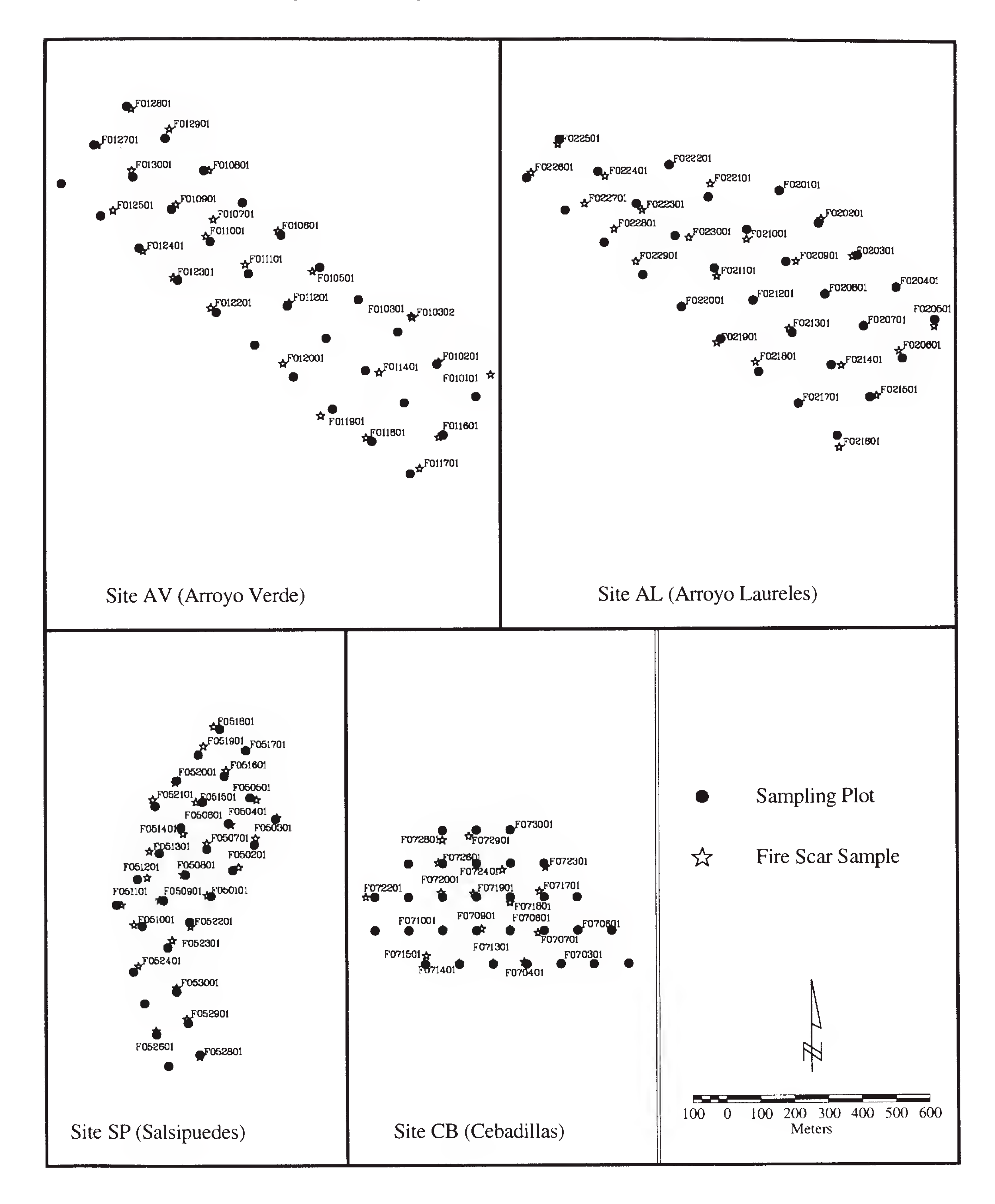


Fig. 2. Map of forest sampling plots and fire scar sample locations.

1.3 m in height were considered "overstory" vegetation, as contrasted with the woody seedlings described below. Species, condition, height, live crown ratio, presence of lightning scars, and diameter at breast height (dbh, 1.3 m above ground level) were recorded for all live and dead trees over 1.3 m in height, as well as for stumps and dead and downed trees which surpassed breast height while alive. Condition classes were assigned based on a tree, snag and log classification system originally developed in ponderosa pine/mixed conifer forests of the Blue Mountains of Oregon (Maser et al., 1979; Thomas et al., 1979) and widely applied in ponderosa pine forests (Rogers et al., 1984; Covington and Moore, 1994a; Lundquist, 1995). Condition classes were (1) live; (2) declining; (3) recent snag; (4) loose bark snag; (5) clean snag; (6) snag broken above dbh; (7) snag broken below dbh; (8) downed dead tree; and (9) cut stump. Increment cores were taken at 45 cm above ground level from all living conifers over 6 cm dbh.

Woody regeneration, defined as tree seedlings below 1.3 in height, was sampled on nested circular plots 40 m^2 in size (radius = 3.57 m). The number of woody stems on each plot was tallied by species. Percent cover by herbaceous species was also estimated visually on each 40 m^2 plot.

Dead woody biomass and forest floor depth were sampled along a 15-m planar transect laid out in a randomly-selected direction from the center of each sample plot (Brown, 1974). Intercepts of the transects with woody fuels in the diameter classes 0-0.6 cm, 0.6-2.5 cm, and 2.5-7.6 cm were tallied along the first 5 m; diameters of sound and rotten fuels larger than 7.6 cm were measured along the entire transect. Depth of litter and duff was recorded every 5 m.

Analysis

Dendrochronology-fire scar samples

In the laboratory, fire scar samples were surfaced, mounted on plywood backing, and sanded with increasingly finer belts up to 400 grit abrasive. A total of 105 fire scar samples was crossdated (Stokes and Smiley, 1968) with master tree-ring chronologies previously developed in the region (Harlan, 1973) and others developed in the present study. Most samples were less than 200 years old and could be crossdated visually using characteristic patterns of narrow marker years, especially in the twentieth century: 1860, 62, 87, 1902, 04, 09, 25, 34, 43, 51, 56, 63, 71, 74. Several samples from dead trees were initially dated as floating tree-ring width series with the COFECHA program (Grissino-Mayer and Holmes, 1993), then dating was confirmed visually on each sample. After dating, ring widths of all samples were measured and dating was checked with COFECHA as well as by independent visual crossdating of a 20% to 30% subset of samples by another dendrochronologist. To measure the season of occurrence of fires (Baisan and Swetnam, 1990), the relative position of each fire scar within the ring was recorded using the following categories: EE (early earlywood), ME (middle earlywood), LE (late earlywood), L (latewood), and D (dormant season, scar occurring between the cessation of latewood growth and the beginning of the next year's earlywood growth). The assumption that dormant season scars are generally spring fires in the southwestern United States (Baisan and Swetnam, 1990) appeared valid for the similar climate patterns and spring fire season of the central Sierra Madre Occidental,

although the possibility of dormant scars forming in the fall following latewood growth cannot be excluded. From the four study sites, a total of 637 fire scars were dated to the year and season (if determinable) of origin.

Forest structure analysis

Overstory age structure was determined from ring counts of surfaced and mounted increment core samples, using known patterns of narrow marker years to correct ring counts by visual crossdating whenever possible. The ring counting provides a rapid age estimate highly accurate within 10-year age classes, adequate for the purposes of this study in which approximately 1,000 cores were collected for age determination. For cores which missed the pith, a pith locator consisting of a transparent overlay of concentric circles was used. An appropriate circle set was selected based on the curvature of the rings nearest the center and the average growth rate of rings near the center. "Tree age" in the following sections refers to total age at the 45 cm coring height.

Dead woody biomass was calculated from the planar transect intercept tallies using the method of Sánchez and Zerecero (1983), which is analogous to the method of Brown (1974) and is commonly applied in Mexican temperate forests. Basal area (m^2/ha) and density (number/ha) were calculated for living overstory trees, recent snags, older snags, dead and downed trees, and stumps, and density of regeneration was also calculated.

Statistical analysis

Statistical analysis of the fire history data was facilitated by the capabilities of the FHX2 fire analysis software developed by Grissino-Mayer (1995). Fire return intervals were analyzed statistically beginning in the first year in which an adequate sample depth of recording trees occurred at each site (Grissino-Mayer et al., 1994). The minimum sample depth was taken to be the first fire year with three recording trees (10% or more of the total sample size at each site). Fire return intervals were analyzed statistically in different sub-categories. First, all fire years, even those represented by a single scar, were considered. Then only those fire years were included in which respectively 10% or more, and 25% or more, of the recording samples were scarred. These categories help define "widespread" fires which may have been larger in area or more intense (Grissino-Mayer, 1995). The statistical analysis of fire return intervals includes several measures of central tendency: the mean fire interval (average number of years between fires), the median, and the Weibull median probability interval (WMPI). The latter statistic is a central measure in the Weibull distribution, which is useful to model asymmetric fire interval distributions and to express fire return intervals in probabilistic terms (Johnson, 1992; Grissino-Mayer et al., 1994; Swetnam and Baisan, 1996). Finally, the maximum hazard fire interval (100% Hazard) is the time in years at which the 100% probability level is reached in the Weibull distribution. Theoretically, the hazard interval represents the maximum fire-free period possible in the modeled distribution, and may be compared with the actual maximum fire return intervals (see Grissino-Mayer (1995) for discussion of the properties of the Weibull distribution).

Statistical analysis of forest structure was carried out with the SYSTAT software (Wilkinson, 1988). Alpha level for all analyses was .05. Multivariate analysis of variance

(Tabachnick and Fidell, 1983, p. 222-291) was used to determine differences between sites on intercorrelated measured variables, such as the suite of dead woody biomass variables. If a significant difference was found between sites (Wilk's lambda statistic), then Tukey's honest significant difference (HSD) test (Zar, 1984, p. 186; Day and Quinn, 1989) was used for multiple comparisons among means at the four study sites.

RESULTS

Fire Disturbance History

The fire history results confirmed that all four study sites burned frequently in the past but periods of extended fire exclusion in the twentieth century occurred at three of the sites, while the fourth continued to burn frequently up to the present. The fire disturbance histories at the four study sites are summarized in the master fire charts shown in Fig. 3a-d and compared graphically in Fig. 4. The horizontal lines in each chart represent individual fire scar samples. The sample identification numbers at the right are the same as those shown in the fire scar sample map (Fig. 2). The horizontal lines are dashed when the sample is not considered a recording tree, usually before the first scar forms an open wound susceptible to repeated scarring from subsequent fires, or during periods in which fire scars have been burnt away completely (Grissino-Mayer, 1995; Swetnam and Baisan, 1996). Continuous lines indicate recording periods. Short vertical bars show the years in which each sample was scarred. Beneath the individual samples, a composite line lists all the fire years at the site. The time span of the fire histories is relatively short (maximum 196 years) compared to fire histories from the southwestern United States (Grissino-Mayer, 1995; Swetnam and Baisan, 1996); this is due to a combination of the relatively short lifespan of trees at the study sites (see age distribution below) as well as to the fact that recurring fires up to the mid-twentieth century or to the present have consumed relict wood which often is used to extend U.S. fire histories into the past (Baisan and Swetnam, 1990).

Dates of fire regime disruption, following the last widespread fires at sites AV, CB, and SP were identified in the fire histories (Fig. 3a-d). Prior to fire regime disruption, all four sites had mean fire return intervals of less than 5 years (Table 2) when all fire years are included, and mean fire return intervals of 9 or fewer years for widespread fires (scarring 25% or more of the recording trees). The three measures of central tendency in Table 2 agreed closely when the number of fire return intervals was high (e.g., the all-scar and 10%-scarred distributions), but showed less agreement when the number of intervals was low (e.g., the 25%-scarred distribution). Similarly, the 100% hazard value of Weibull distribution agreed less closely with the observed maximum fire-free interval when the number of intervals was low (e.g., the 25%-scarred distribution).

The areal extent and intensity of past fires affect the scale and nature of fire effects on ecosystem structures, but spatial fire patterns are difficult to estimate in ecosystems characterized by frequent, low-intensity fire where forest stand boundaries do not correspond with fire edges (Swetnam and Dieterich, 1985; Swetnam and Baisan, 1996). A direct relationship between the percent of fire scarring and the size or intensity of a given fire cannot be drawn because fires are frequently not recorded even on trees with open fire scars

Table 2. Fire return intervals at the four study sites. Statistical analysis was carried out in three categories: (1) all fire years, including those represented by a single fire scar; (2) fire years in which 10% or more of the recording trees were scarred; and (3) fire years in which 25% or more of the recording trees were scarred. For those sites where a disruption of the long-term fire regime was identified (sites AV, CB, and SP), fire return intervals are presented both for the pre-disruption period as well as the full historical recording period.

Site/Analysis Period Scar Category	No. of Intervals	Mean (MFI)	Median	Standard Deviation	Minimum	Maximum	WMPI	100% Hazard
Site AV / 1801-1992								
All scars	42	4.55	4.0	3.38	1	17	4.08	14
10% scarred	33	5.79	5.0	4.81	1	24	5.08	26
25% scarred	17	11.24	7.0	10.48	4	47	9.63	120
Site AV / 1801-1945								
All scars	38	3.79	3.0	2.20	1	12	3.58	7
10% scarred	30	4.80	4.0	2.96	1	16	4.49	12
25% scarred	16	9.00	6.5	5.15	4	18	8.47	34
Site CB / 1797-1993								
All scars	33	5.94	5.0	4.96	1	23	5.15	33
10% scarred	30	6.53	5.0	5.02	1	23	5.79	33
25% scarred	19	10.32	6.0	10.27	1	42	8.31	590
Site CB / 1797-1951								
All scars	31	4.97	4.0	3.14	1	14	4.59	14
10% scarred	28	5.50	5.0	3.19	1	14	5.16	15
25% scarred	18	8.56	5.5	7.03	1	31	7.43	121
Site SP / 1812-1993								
All scars	40	4.53	4.0	2.91	1	17	4.21	10
10% scarred	33	5.49	4.0	4.70	2	29	5.00	12
25% scarred	24	7.54	6.0	5.34	3	29	7.08	18
Site SP / 1812-1955								
All scars	35	4.09	4.0	1.90	1	9	3.96	7
10% scarred	31	4.61	4.0	1.98	2	9	4.53	7
25% scarred	22	6.50	6.0	2.84	3	15	6.41	10
Site AL / 1879-1992								
All scars	24	4.67	4.0	2.87	2	14	4.44	8
10% scarred	22	5.09	4.0	2.88	2	14	4.89	9
25% scarred	17	6.59	6.0	3.32	3	15	6.43	11

(Dieterich and Swetnam, 1984), but the extent of scarring is roughly related to the areal extent of fire spread and/or intensity of burning. Furthermore, because sampling systematically covered each study area, the grid-based fire scar sampling design (Fig. 2) helps support spatial interpretations of fire spread since sampling covers the entire area (see Arno et al. (1993) for a similar approach).

Spatially homogeneous fire regimes prevailed at all four sites, consistent with the lack of topographic or vegetative barriers to fire spread on the sites and the fact that fires could have persisted for extended periods in the absence of fire suppression activities. Spatial homogeneity of the fire regimes was examined by dividing each area along its shortest axis into two roughly equal sections. Fire return intervals and percentage of scarring between the two sections of each study site for the all-scar, 10%-scar, and 25%-scar distributions were tested for significantly different means (t-test), variances (F-test), and distributions (Kolmogorov-Smirnov test). Alpha level for all tests was .05. No consistent pattern of significant differences between sections within study sites was found, although a few individual test statistics were marginally significant at site AL (see discussion below). In addition, the synchroneity of fire years in the two sections of each site was tested (chi-square test, 2 X 2 contingency table compared observed and expected values of fire occurrence at either or both sites). The null hypothesis of statistically independent fire chronologies between sections was rejected for all three test distributions at all sites. Although no spatial differences were observed at this scale of comparison, some smaller-scale spatial patterns of fire were detected at sites AV and AL (see below).

Seasonal patterns of fire occurrence (Table 3) show that 60-77% of fires burned in the spring and the remainder in the summer. At no site did late earlywood scars exceed 10% of the total and no latewood fires were observed. This seasonal distribution is similar to patterns observed in Arizona (Baisan and Swetnam, 1990) and New Mexico (Allen et al., 1995; Grissino-Mayer, 1995).

Site AV (Arroyo Verde): 47 years fire exclusion

The fire history at site AV was characterized by a disruption of the fire regime after 1945 (Fig. 3a). Although the first recorded fire occurred in 1764, the analysis period begins with 1801, the first fire year for which three recording trees exist in the data set. A pattern of frequent fires is seen from 1801 to 1945 (MFI for all scars = 3.79 years, Table 2), although an unusually long fire-free interval of 12 years occurred between 1929 and 1941. Since the 1941 fire was only recorded on a single sample, the effective fire-free period comprised the 16 years between 1929 and 1945. However, the 1945 fire burned across the entire site, scarring 63% of the recording trees. The site has not experienced a widespread burn scarring 25% or more of recording trees in the 47 years from 1945 to the sampling date, although fires scarring over 10% of the recording trees did burn in 1962 and 1986. A comparison of the sample identification numbers in the master fire chart (Fig. 3a) with the fire sample map (Fig. 2) shows that the scarred trees in 1962 and 1986 were confined to the northwest quadrant of the study site, an area where evidence of 2-3 clearings was encountered during sampling.[2]

[2] A previous comparison of fire regimes at the Arroyo Verde and Arroyo Laureles sites (Fulé and Covington, 1994) was based on fewer fire scar samples so fire interval results were slightly different.

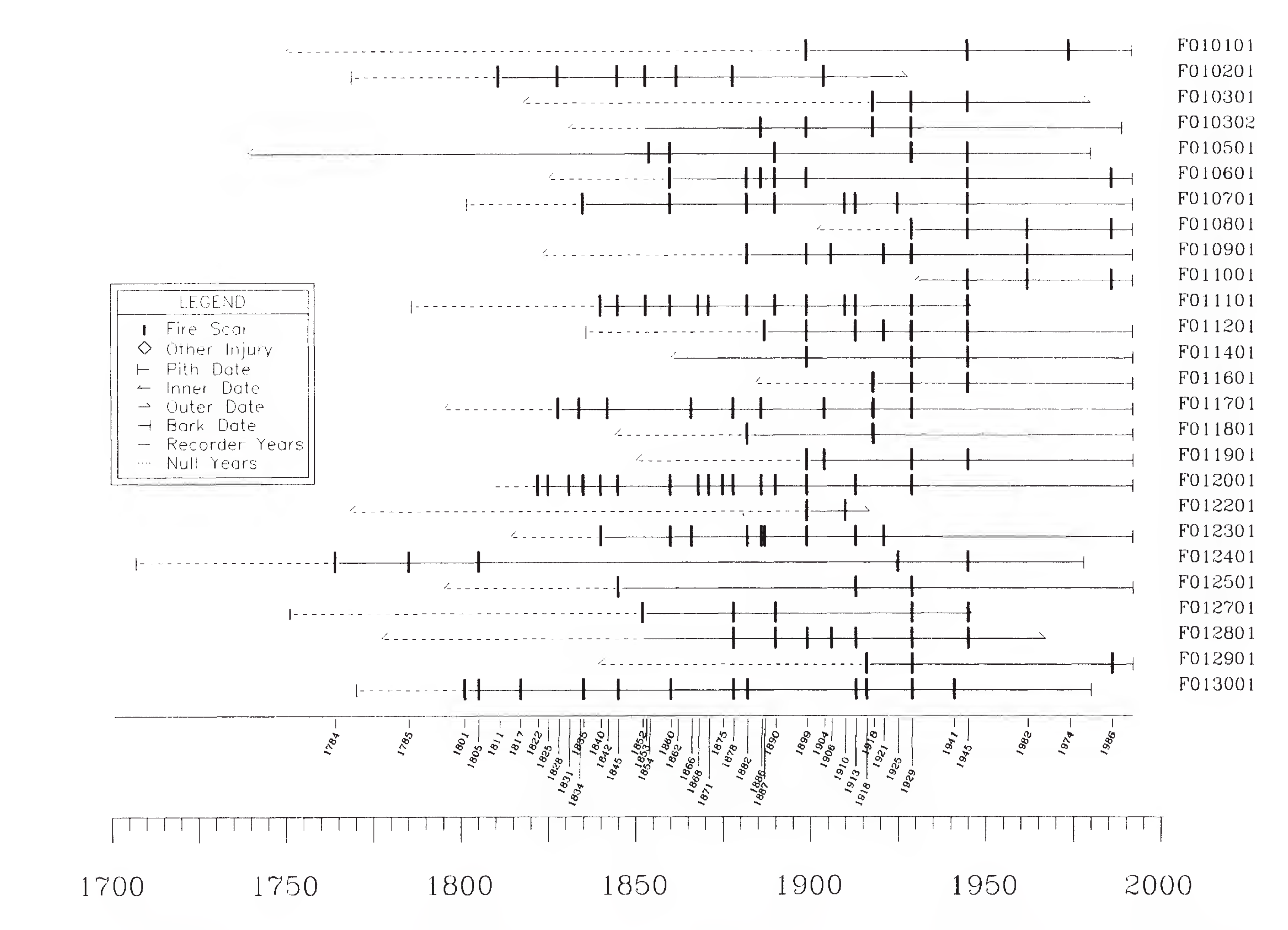


Fig. 3a. Composite master fire chart for Site AV (Arroyo Verde). The last widespread fire at this site occurred in 1945. Fires in 1962 and 1986 were limited to the north west corner of the study site.

Table 3. Seasonal distribution (number and percent) of fire scars at the four study sites based on the position of the fire injury within the scarred tree ring.

Site	AV	CB	SP	AL
Season Determined	102 (68%)	66 (62%)	166 (70%)	114 (78%)
Season Undetermined	48 (32%)	40 (38%)	68 (30%)	33 (22%)
Dormant	67 (66%)	28 (42%)	92 (55%)	48 (42%)
Early Earlywood	11 (11%)	15 (23%)	26 (16%)	20 (18%)
Middle Earlywood	20 (20%)	17 (26%)	47 (28%)	39 (34%)
Late Earlywood	4 (4%)	6 (9%)	1 (1%)	7 (6%)
Latewood	0	0	0	0
Dormant + Early (= spring fires)	78 (77%)	43 (65%)	118 (71%)	68 (60%)
Middle + Late (= summer fires)	24 (23%)	23 (35%)	48 (29%)	46 (40%)

Patterns of fire exclusion are commonly "messy": Swetnam and Baisan (1996) compared 63 fire histories from the southwestern United States which frequently evidenced a period of reduced fire frequency and sporadic post-disruption burns even after the regional trend of fire exclusion had become firmly established. The identification of a fire regime disruption at site AV is not unequivocal, as would be the case if no fire scars at all were found after 1945. The year 1929 could also be reasonably selected as a disruption date, because of the long fire-free interval which followed. However, the conclusion that the 1945 fire had important ecological impacts on the ecosystem, while the 1962 and 1986 fires did not impact most of the site, is supported by the forest structure data, particularly the age and size distributions described below.

Site CB (Cebadillas): mixed conifer site, 42 years fire exclusion

Site CB, the high-elevation site with *Abies* and *Pseudotsuga*, had clear evidence of recent fire regime disruption, with a fire-free period of 42 years to the present following the last widespread fire in 1951 (Fig. 3b). The only evidence of post-1951 fire is a single fire scar in 1974. As with site AV, there is also evidence of some earlier fire-regime disruption due to the gap of 22 years between the 1924 and 1946 fires, broken only by the 1934 fire

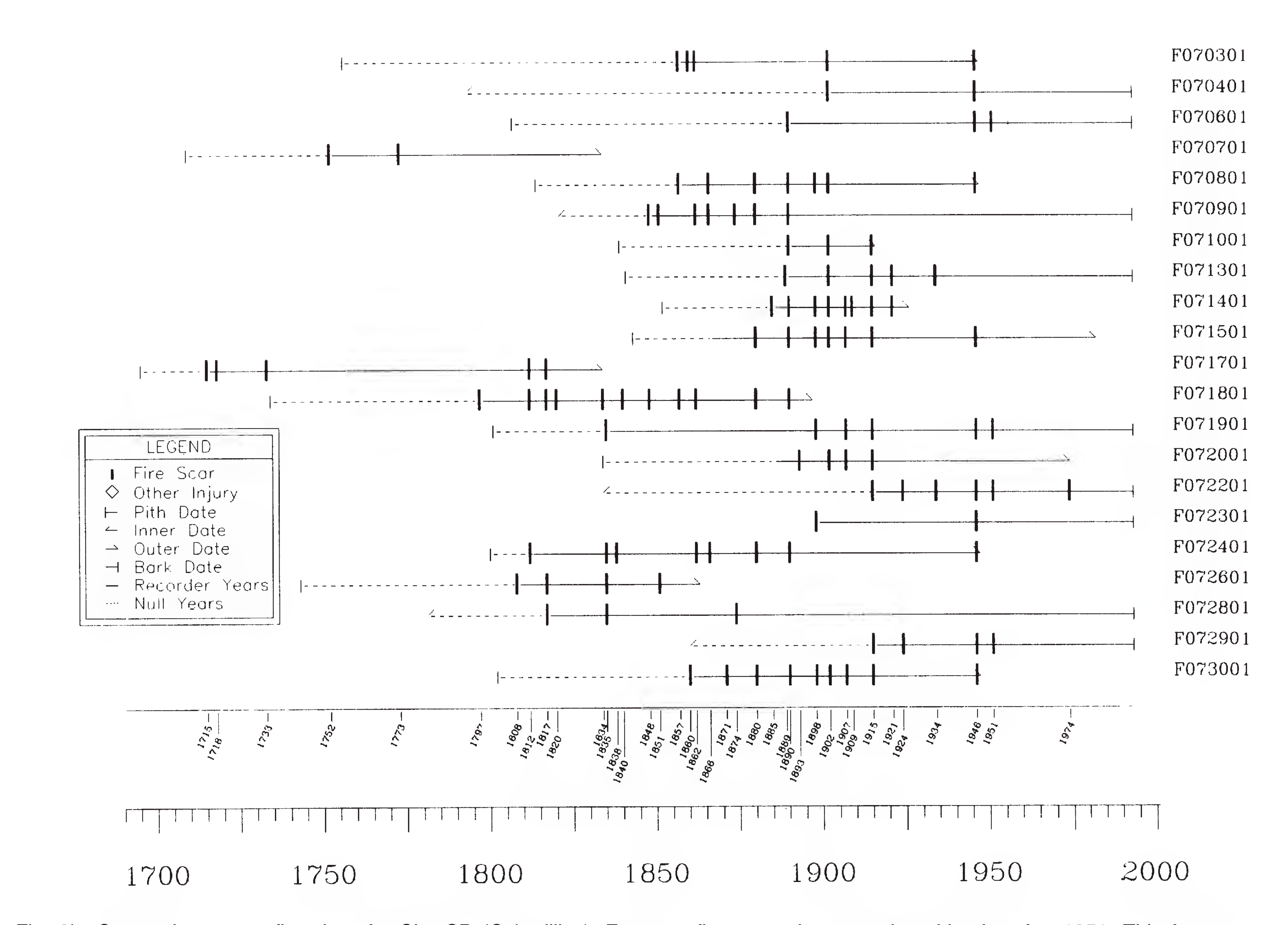


Fig. 3b. Composite master fire chart for Site CB (Cebadillas). Frequent fires were interrupted at this site after 1951. This forest area, supporting fir and Douglas-fir in addition to pine and oak, was selectively harvested for pines circa 1970.

which scarred 13% of the recording trees. Over the analysis period 1797-1951 (Table 2), the MFI for all fires (4.97 years) was about 60% less than the MFI for fires scarring 25% or more of the recording trees (8.56 years). These values are only slightly higher than the comparable pre-disruption fire return intervals at the pine-oak sites (Table 2), showing that the mixed-conifer site CB, on a high, relatively mesic, north-facing slope, burned at nearly the same frequency as the lower-elevation, relatively xeric sites on southwestern and western aspects. This result contrasts with the longer fire return intervals, averaging 52 years, for mixed conifer forests of the Sierra San Pedro Mártir in Baja California Norte (Minnich, 1993); however, this study was based on identification of fire perimeters from a time series (1942-1991) of aerial photographs, a method that may be less likely to identify frequent, low-intensity fires. In the southwestern United States, fire history studies based on fire scars in mixed conifer forests have shown pre-disruption (presettlement) MFI values for widespread fires (scarring 20% or more of recording trees) of 22 years (Dieterich, 1983), 11 years (Grissino-Mayer et al., 1995), and 9.9 years (Baisan and Swetnam, 1990). Grissino-Mayer et al. (1995) concluded that the fire regime at a mixed-conifer site in southern Arizona was very similar to that of lower-elevation ponderosa pine forests.

Site SP (Salsipuedes): fire exclusion and return

A pattern of recurring fire at site SP (1812-1955 MFI = 4.09 years, Table 2) was interrupted by a 29-year period with no widespread fires after 1955 (Fig. 3c). Single recording trees were scarred in 1963, 1980, and 1982, but widespread fire returned to site SP in 1984, scarring 95% of the recording trees. Nine years later, in 1993, another widespread fire burned the site. Evidence of several clearings, including one with a fence surrounding the planted area, was observed at site SP during sampling in 1994. Since site SP is the least accessible of the four study sites, it may have been favored in recent years for illicit cultivation, possibly causing the 1984 and 1993 fires.

Site AL (Arroyo Laureles): frequent fire up to the present

Site AL is the only site which has burned up to the present without a clear period of fire exclusion (Fig. 3d), providing one of the few examples of a continued frequent forest fire regime in North America (for comparison, see Dieterich, 1983; Swetnam and Baisan, 1996). Even at site AL, relatively long gaps of 14 years and 11 years appear between 1951-1965, and 1969-1980, respectively. But these gaps do not exceed the pre-disruption maximum fire-free intervals at the other three sites, suggesting that these periods remain within the range of natural variability of undisrupted fire regimes. However, although the 1980 and 1986 fires were widespread (Fig. 3d), they did not scar trees in approximately the northwestern third of the site. Several of the individual test statistics for spatial differences in fire regime at site AL showed marginal statistical significance (e.g., $p \approx .03$-$.04$), the only site where some statistical evidence of spatial heterogeneity was observed. If this portion of the study site did not burn between 1965 and 1991, the accumulation of fuel over 26 years may explain the high-intensity 1991 fire behavior evidenced by tree mortality adjacent to the northern site boundary (Fulé and Covington, 1994). Site AL was commercially logged in 1994.

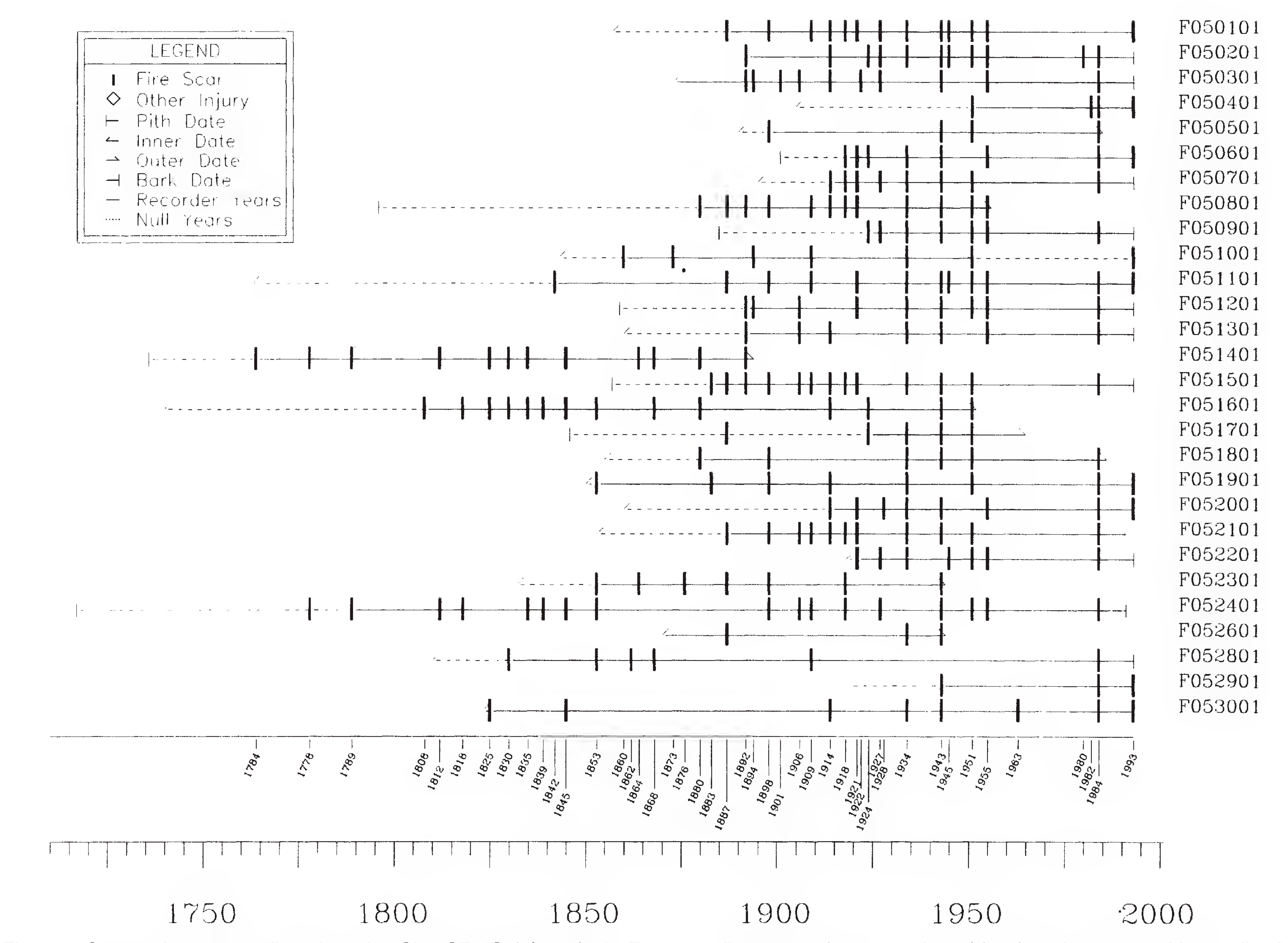


Fig. 3c. Composite master fire chart for Site SP (Salsipuedes). Frequent fires were interrupted at this site after 1955. After a fire-free period of 29 years, widespread fires returned in 1984 and 1993.

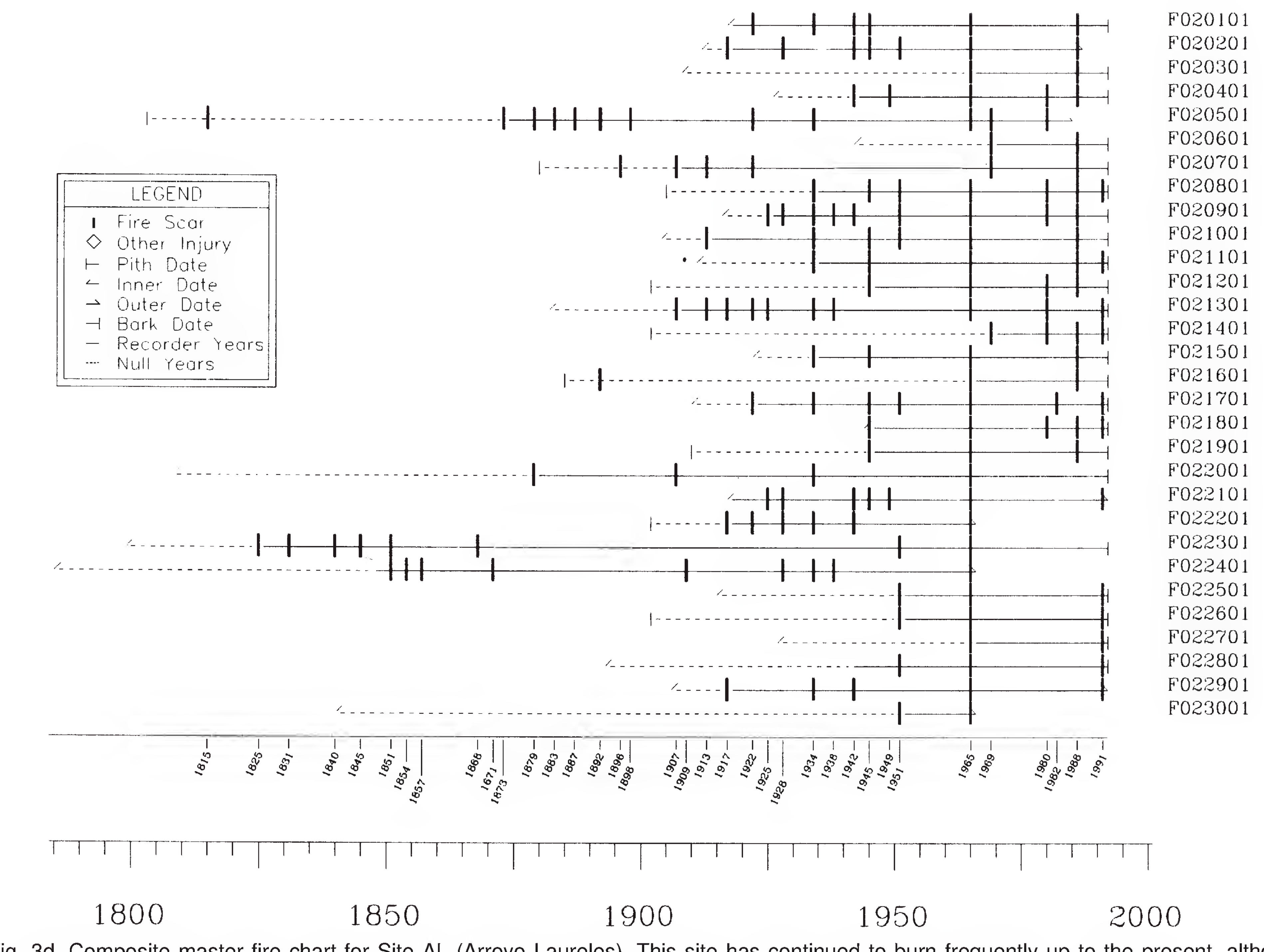


Fig. 3d. Composite master fire chart for Site AL (Arroyo Laureles). This site has continued to burn frequently up to the present, although there is some evidence of fire regime changes in the twentieth century, notably the 14-years gap from 1951 to 1965.

Site comparison

Fire histories at the four study sites are compared graphically in Fig. 4, with twentieth-century fire exclusion increasing in impact from the all-scar comparison (top), which shows a minimal level of recurring fire at most sites up to the present, through the 25%-scarred comparison (bottom), which shows the complete exclusion of widespread fire from sites AV and CB as well as the 29-year exclusion period at site SP. The period 1955-1980 was particularly free of widespread fire, except for the 1965 fire at site AL (Fig. 4). The regional fire interval analysis including all sites (Table 4) for the period 1797-1993 shows that the MFI for fire scarring at least one tree on at least one site was 2.11 years, rising to 15.40 years for fires scarring at least three of the four sites. The ten years in which three or all four of the sites burned are listed as major regional fire years, from 1835 to 1951, in Table 5.

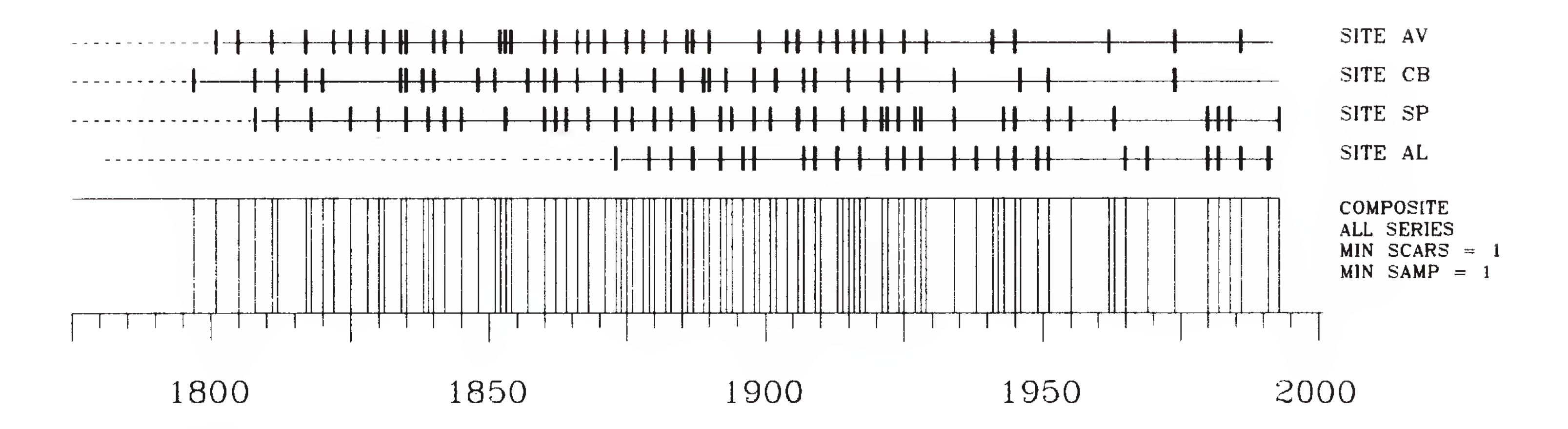
Table 4. Regional fire interval analysis comparing fire years over all four sites. The analysis period is 1797-1993.

	No. of Intervals	Mean (MFI)	Median	Standard Deviation	Minimum	Maximum	WMPI	100% Hazard
All fires	93	2.11	2.0	1.27	1	7	1.97	2
Two or more sites	42	4.67	4.0	3.78	1	23	4.13	16
Three or more sites	10	15.40	11.5	10.74	2	38	13.68	1337

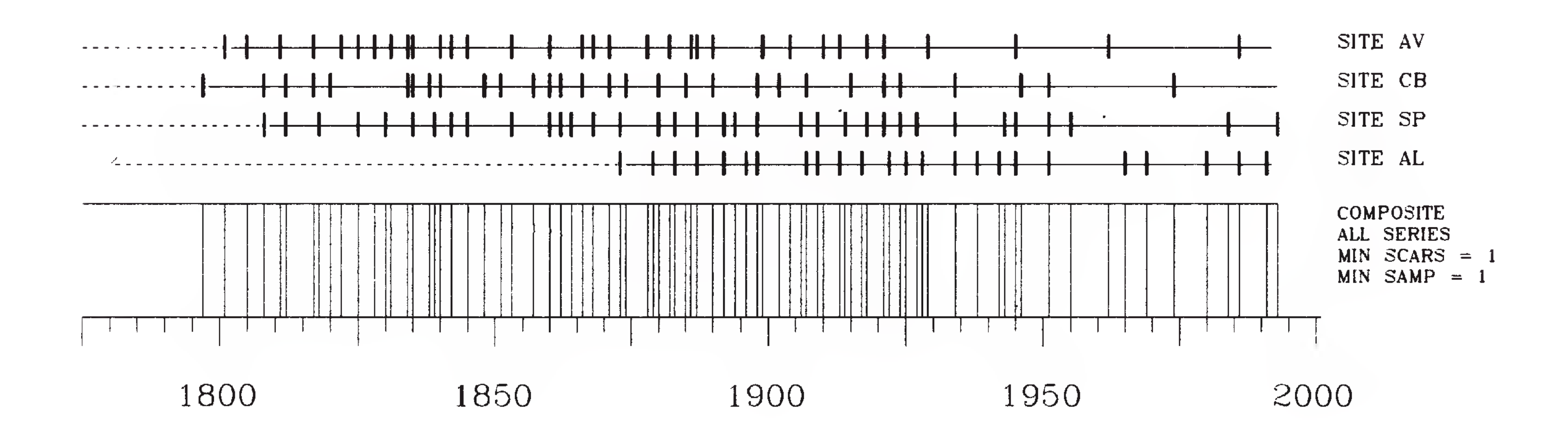
.Table 5. Major regional fire years based on the percentage of fire occurrence at the four study sites.

Year	Number of Sites Scarred	Number of Recording Sites	Percent of Sites Burned	Fire Interval
1835	3	3	100%	.
1860 [A]	3	3	100%	25
1862 [A,B]	3	3	100%	2
1887 [A,B]	3	4	75%	25
1898	3	4	75%	11
1909 [A,B]	3	4	75%	11
1921 [A,B]	3	4	75%	12
1934 [A,B]	3	4	75%	13
1945	3	4	75%	11
1951 [A]	3	4	75%	6

[A] Positive Southern Oscillation Index (SOI) extreme reconstructed by Stahle and Cleaveland (1993).
[B] Positive SOI extreme reconstructed by both regression and classification methods (Table 1 in Stahle and Cleaveland, 1993).



Site Comparison: all fire years.



Site Comparison: fire years in which 10% or more of recording samples were scarred at each site.

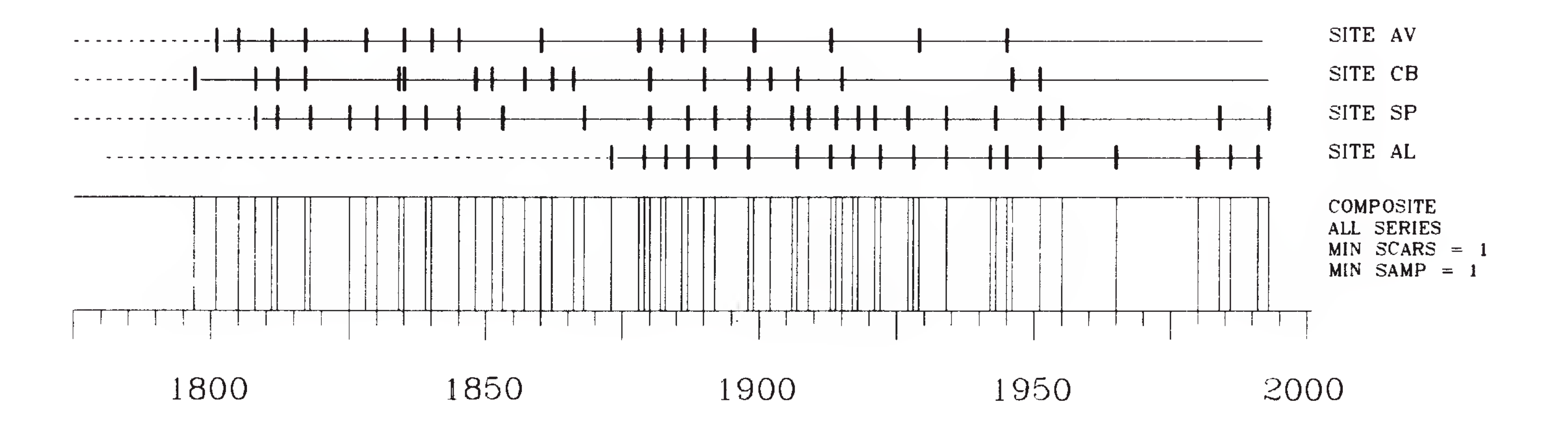


Fig. 4. Comparison of fire occurrence at all four study sites in three categories: (1) all fire years; (2) years in which 10% or more of recording samples were scarred; and (3) years in which 25% or more of recording samples were scarred at each site.

Forest Structure

Species composition

A variety of tree species was encountered on the sampling plots (Table 6). For purposes of analysis, trees were grouped as (1) pines (family Pinaceae, including *Abies* and *Pseudotsuga*), (2) oaks (family Fagaceae), and (3) others. Pines, oaks, and *Arbutus* (madrone) were found at all four study areas; other species occurred sporadically.

Table 6. Tree species encountered on the study sites. Nomenclature follows González et al. (1991).

Family	Species	Common Name
Betulaceae	*Alnus* spp.	Alder
Cupressaceae	*Juniperus depeanna* Steud.	Alligator juniper
	Juniperus spp.	Juniper
Ericaceae	*Arbutus* spp.	Madrone
Fagaceae	*Quercus coccolobifolia* Trel.	Encino roble
	Q. laeta Liebm.	Encino blanco
	Q. sideroxyla Humb. & Bonpl.	Encino prieto
	Quercus spp.	Encino
Pinaceae	*Abies durangensis* Mtz.	Durango fir
	Pinus arizonica Engelm.	Arizona pine
	P. ayacahuite K. Ehrenb.	Pino blanco
	P. durangensis Mtz.	Durango pine
	P. engelmannii Carr.	Apache pine
	P. herrerai Mtz.	
	P. leiophylla Schlecht. & Cham.	Chihuahua pine
	P. lumhotzii Rob. & Fern.	Pino triste
	P. teocote Schlecht. & Cham.	
	Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco	Douglas-fir
Rosaceae	*Prunus serotina* Ehrh.	Cerezo
	Unknown (*Fraxinus velutina*?)	Fresno

Live tree structure

Live overstory trees differed significantly in density between sites in a pattern consistent with the thinning effects of fire: sites AV and CB, with extended fire exclusion, had the highest mean densities, up to 2733 trees/ha, while sites SP and AL, with recent fires, had much lower mean densities (Table 7). However, basal area was not correlated

with density: the most dense site, AL, had the lowest basal area, while there was no statistically significant difference between basal areas at the other three sites (Table 7). Site AV was therefore dominated by numerous small trees (quadratic mean diameter 10.4 cm) while sites SP and AL are characterized by fewer, larger trees (quadratic mean diameters 29.0 cm and 27.1 cm respectively). Site CB falls in between (quadratic mean diameter 17.7 cm). The diameter distributions of live trees at the four sites (Fig. 5a-d) confirm these relationships, with the fire-excluded sites AV and CB having distinct reverse-J shaped distribution curves. Diameters at sites SP and AL, though still positively-skewed, appeared more normally distributed. All three analysis groups (pines, oaks, and other) generally shared the same relative patterns of diameter distribution at each site (Fig. 5a-d).

Table 7. Forest structural characteristics (basal area and density) of living overstory trees and regeneneration density at the four study sites. Within-row means not sharing a letter are significantly different ($p < .05$). N = 30 at all sites.

	Site AV		Site CB		Site SP		Site AL	
	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.
Live Basal Area				m²/ha				
Pine	12.9 a	1.2	14.2 ac	1.8	24.8 b	3.3	22.6 bc	3.1
Oak	8.9 a	0.9	18.1 b	3.3	8.9 a	1.3	13.5 ab	1.9
Other	1.6 ab	0.4	5.7 a	2.1	3.1 ab	0.9	1.1 b	0.4
Total	23.4 a	1.6	38.0 b	3.6	36.8 b	3.6	37.2 b	2.9
Live Tree Density				number/ha				
Pine	1499 a	235	842 b	96	288 c	40	275 c	41
Oak	980 a	107	373 b	61	167 b	26	287 b	47
Other	253 a	38	327 a	54	103 b	24	85 b	29
Total	2733 a	264	1541 b	146	558 c	67	647 c	68
Regeneration Density				number/ha				
Pine	1525 a	695	1041 a	254	575 a	134	3542 b	940
Oak	3675 a	618	7083 a	1205	7442 a	1348	4200 a	1119
Other	675 a	141	1358 a	257	3975 b	929	983 a	293
Total	5875 a	695	9483 ab	1247	11992 b	1897	8725 ab	1333

Rates of lightning scarring of live overstory trees were below 3% at all sites, even considering only trees larger than 20 cm dbh. No lightning-scarred trees were encountered at site CB.

Age structure of conifers over 6 cm dbh at the four sites (Fig. 6a-d) shows the relatively young age of the trees. The oldest individual (a *Pinus durangensis*) dated to the mid-1600's and the great majority of trees were less than 100 years old. Some effects of fire and fire exclusion are reflected in the age distributions, but the patterns are mixed. For example, the overwhelming majority of conifers at site AV (Fig. 5a) established after the

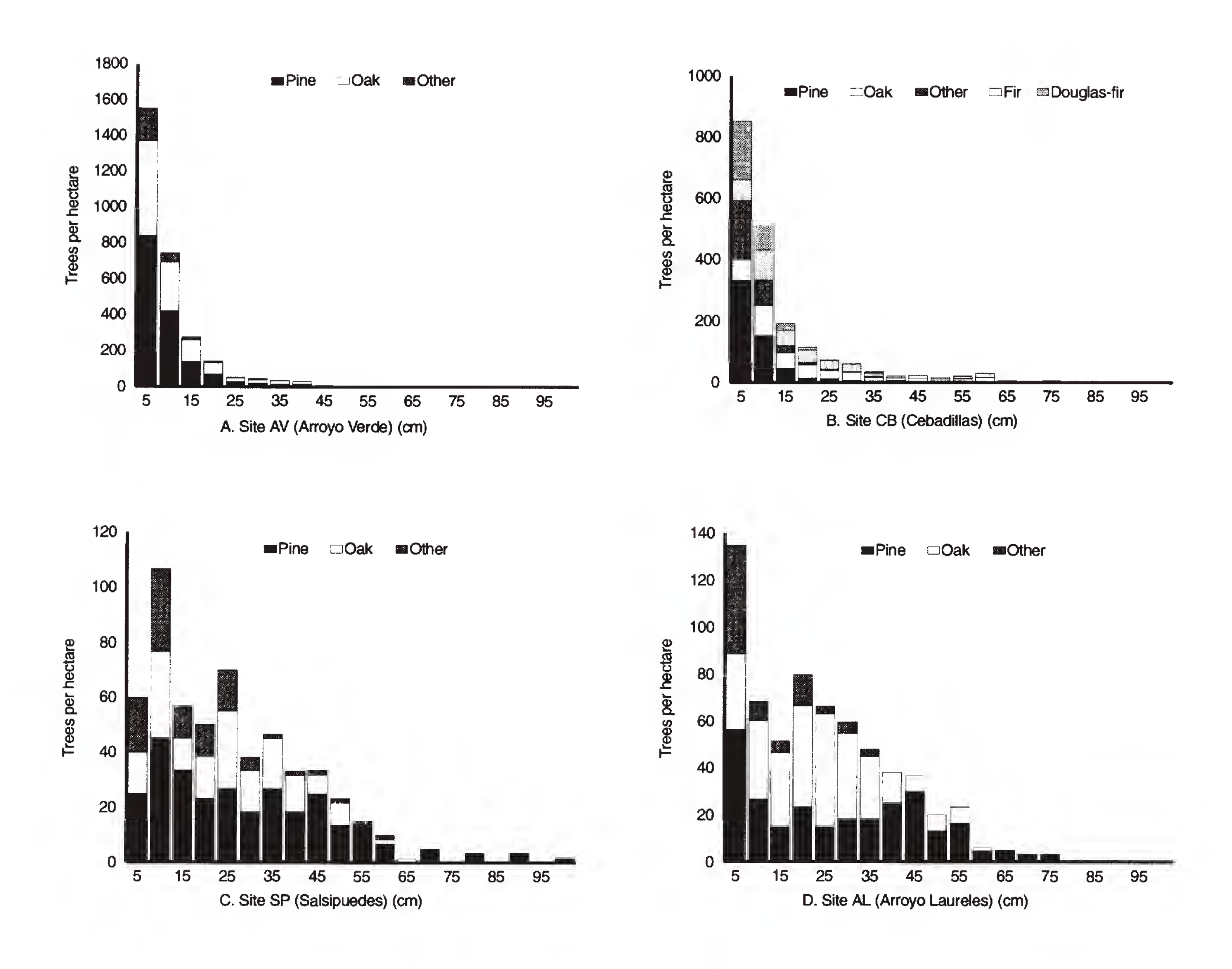


Fig. 5. Live overstory tree diameter distribution at sites (a) AV (b) CB (c) SP and (d) AL. X-axis shows endpoints of 5-cm dbh classes (e.g., 15 = 10.1 - 15 cm).

last widespread fire in 1945, but most conifers at site CB (Fig. 5b) were already well-established before fire exclusion began following the 1951 fire. The gap in the age distribution at site AL (Fig. 5d) in the mid-twentieth century may be an effect of the widespread 1965 fire killing trees in the younger age classes, but no analogous gap appears in the age distribution at site SP (Fig. 5c) after the 1984 fire. The age distributions appear more heterogeneous at the burned sites because the proportions of younger to older trees are much higher at the unburned sites. All four sites were actually similar in terms of the densities of trees older than 50 years, approximately corresponding to the period of fire exclusion, ranging from 63 trees/ha at CB to 97 trees/ha at AL (densities of conifers from which increment cores could be sampled). By 1993, however, the tree densities increased substantially at the unburned sites, altering the forest age structure toward greater

dominance by younger trees. The ratio of trees under 50 years to trees over 50 years was 2.7 at AV and 1.9 at CB. The ratio of young:old trees at the burned sites, in contrast, was 0.2 at AL and 0.6 at SP.

High regeneration density at all sites (several thousand/ha), compared with the low overstory density at the burned sites SP and AL (Table 7), is consistent with the thinning effect of recent fires which appear to have reduced the density of trees surviving to the overstory. At the fire-excluded sites AV and CB, dense young trees have been able to grow into the overstory without thinning from fire. Although all tree seedlings below 1.3 m were tallied together in this study, qualitative differences were observed between the sites. Regeneration at the fire-excluded sites AV and CB consisted mainly of dense seedlings and sprouts between 0.5 and 1.3 m, while regeneration at sites SP (last fire 1993) and AL (last fire 1991) typically consisted of very small, young seedlings and sprouts. Numerous pine seedlings at site AL were still shedding seed coats at the time of sampling in August, 1993.

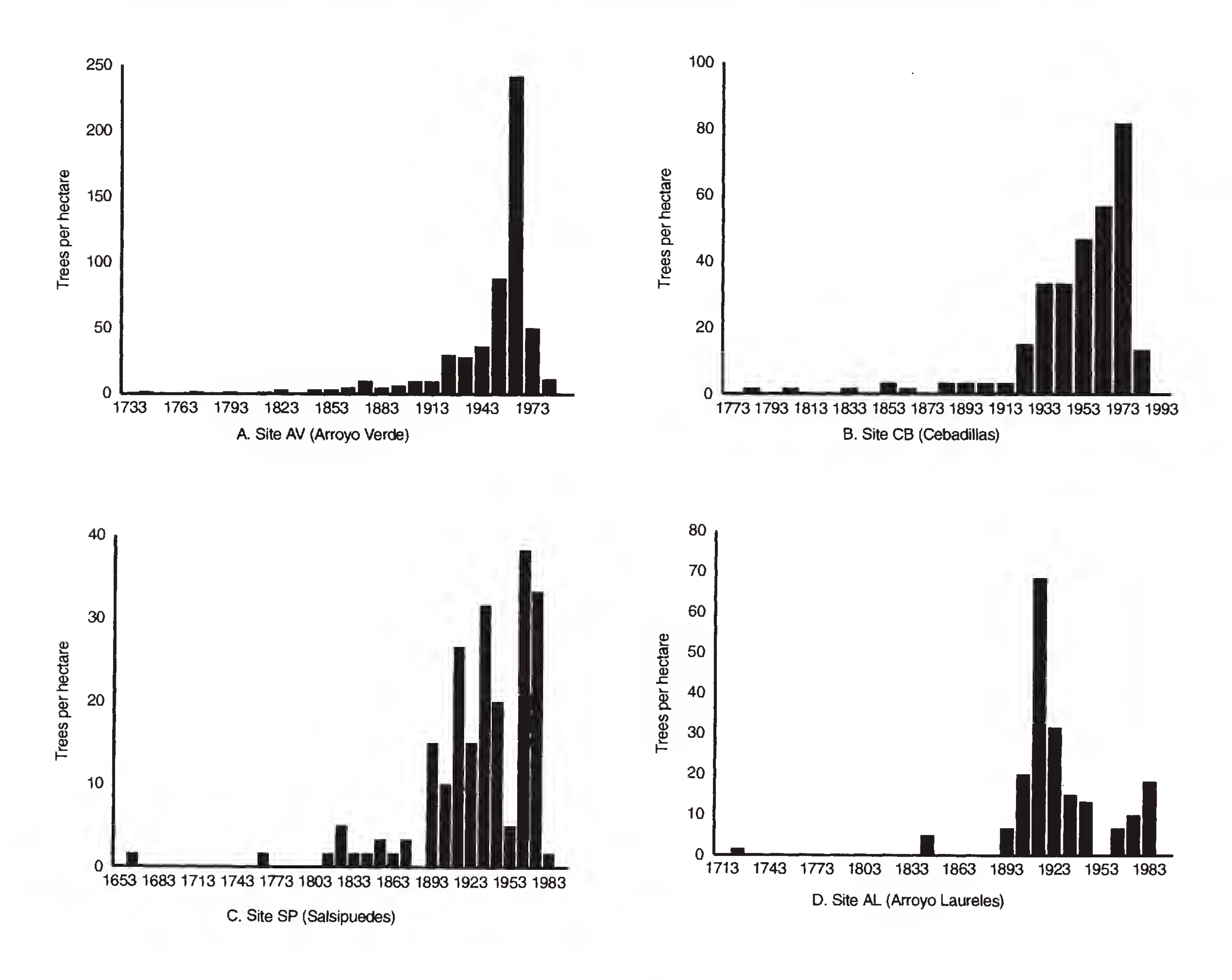


Fig. 6. Center date distribution of conifers over 6 cm dbh at sites (a) AV (b) CB (c) SP and (d) AL. X-axis shows endpoints of 10-year age classes (e.g., 1803 = 1794 - 1803).

Dead tree structure

Dead tree structure (snags, dead and downed trees, and stumps) is summarized in Table 8. Density of recent snags, those with branches and bark still intact, was significantly highest at site SP, where it was evident in the field that the return of fires in 1984 and 1993 after a 29-year fire-free period killed numerous trees. In some parts of site SP, mature oaks or alders appeared to have been killed in 1984. The subsequent thickets of sprouts around the snags were then killed or thinned by the 1993 fire. Older snags were more dense at the fire-excluded sites, reflecting the combustion of older dead material by recent fires at sites SP and AL. Stump density was generally low since three of the four sites had never been harvested on a large scale. Pines at the fourth site, CB, had been selectively harvested at a mean density of 13.3 trees/ha (Table 8). Although the majority of dead trees at all sites was in smaller diameter classes (Fig. 7a-d), the densities of the smallest snags were sharply higher at the recently burned sites SP and AL, consistent with the thinning effect of fire.

Table 8. Forest structural characteristics (basal area and density) of snags, dead/down trees, and cut stumps at the four study sites. Within-row means not sharing a letter are significantly different ($p < .05$). N = 30 at all sites. "Recent" snags have intact bark and branches (condition class 3); "older" snags are in more advanced conditions of decay (condition classes 4 through 7).

	Site AV		Site CB		Site SP		Site AL	
	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.
Recent Snag Basal Area			m^2/ha					
Pine	1.0 a	0.3	0.03 a	0.01	1.0 a	0.3	1.2 a	0.4
Oak	0.2 a	0.2	0.05 a	0.03	0.4 a	0.2	0.1 a	0.1
Other	0.01 a	0.01	0.02 a	0.02	0.5 b	0.2	0.2 ab	0.1
Total	1.2 ab	0.4	0.1 a	0.04	1.9 b	0.5	1.5 ab	0.5
Recent Snag Density			number/ha					
Pine	105.4 a	30.3	20.0 b	7.4	68.3 ab	17.9	73.3 ab	18.1
Oak	8.3 a	4.2	10.0 a	5.0	151.7 a	79.1	31.7 a	11.9
Other	6.7 a	3.2	3.3 a	3.3	136.7 b	51.5	30.0 a	15.6
Total	120.4 a	30.0	33.3 a	10.5	356.7 b	99.6	135.0 a	30.5
Older Snag Basal Area[A]			m^2/ha					
Pine	1.5	0.5	2.0	1.1	1.2	0.6	0.8	0.6
Oak	0.2	0.1	0.4	0.3	0.3	0.3	0.01	0.004
Other	0.01	0.01	0.5	0.5	0.1	0.1	0.2	0.2
Total	1.7	0.5	2.9	1.5	1.6	0.9	1.0	0.6
Older Snag Density			number/ha					
Pine	45.8 a	10.2	11.7 b	5.7	15.0 b	4.3	11.7 b	5.2
Oak	6.7 a	4.0	11.7 a	5.2	1.7 a	1.7	3.3 a	2.3
Other	1.7 a	1.7	3.2 a	2.3	1.7 a	1.7	1.7 a	1.7
Total	54.2 a	11.9	26.7 ab	10.6	18.3 b	5.1	16.7 b	6.0

Table 8. Continuation.

	Site AV Mean	Site AV S.E.M.	Site CB Mean	Site CB S.E.M.	Site SP Mean	Site SP S.E.M.	Site AL Mean	Site AL S.E.M.
Dead/Down Basal Area[A]			m²/ha					
Pine	2.4	1.0	1.0	0.7	1.3	0.7	1.8	0.7
Oak	0.04	0.04	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2
Other	0.04	0.04	0	0	0	0	0.5	0.3
Total	2.5	1.0	1.4	0.7	1.6	0.7	2.6	0.8
Dead/Down Density			number/ha					
Pine	68.3 a	25.1	6.7 b	3.2	10.0 b	4.4	31.7 ab	10.6
Oak	3.3 a	2.3	3.3 a	2.3	1.7 a	1.7	11.7 a	5.2
Other[B]	0.8	0.8	0	0	0	0	11.7	4.6
Total	72.5 a	25.4	10.0 b	3.7	11.7 b	4.6	55.0 ab	13.4
Stump Basal Area[A]			m²/ha					
Pine	0.02	0.02	3.0	1.7	0	0	1.2	1.2
Oak	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0
Other	0	0	0.2	0.2	0	0	0	0
Total	0.06	0.06	3.2	1.7	0	0	1.2	1.2
Stump Density[A]			number/ha					
Pine	1.7	1.7	13.3	5.8	0	0	8.3	6.8
Oak	1.7	1.7	0	0	0	0	0	0
Other	0	0	1.7	1.7	0	0	0	0
Total	3.3	3.3	15.0	6.4	0	0	8.3	6.8

[A] No significant difference found by manova between sites.
[B] One or more groups has no variance.

Dead woody biomass and herbaceous cover

Dead woody biomass ranged from a low of 7.1 metric tons/ha at site SP to a high of 53.2 metric tons/ha at site CB (Table 9). The fire-excluded sites had higher dead woody biomass loads than the recently burned sites, although only the very high loading at site CB was statistically significantly different. The biggest difference was in rotten woody biomass, where the fire-excluded sites had loadings several times those of the recently burned sites. Litter depth was similar at all sites, but duff depth was significantly lower at the recently burned sites. These characteristics, particularly the rotten woody loading and duff depth, match the expected effects of fire in consuming these fuels. The comparable levels of forest litter suggest that burned and unburned sites both have continuous fine fuels which can support fire, and that even recently burned sites (site SP burned 1 year before sampling, site AL 2 years before sampling) can quickly recover fine fuel loadings similar to those of unburned sites. The heavy fuel loadings at the unburned sites, particularly of

flammable rotten fuels, indicate that the fire-excluded sites have accumulated fuel beyond the range normally found in burned forests, fuels which can support high-intensity fire. Herbaceous cover was relatively low at all four sites, ranging from 10 to 20%, but tended to be higher at the recently burned sites, as expected, given their lower overstory densities.

Table 9. Dead woody biomass, forest floor, and herbaceous cover at the four study sites. Withinrow means not sharing a letter are significantly different (p < .05). N = 30 at all sites.

	Site AV		Site CB		Site SP		Site AL	
	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.	Mean	S.E.M.
Dead woody biomass			metric ton/ha					
00.6 cm diameter	0.1 a	0.02	0.3 a	0.08	0.3 a	0.04	0.1 a	0.02
0.62.5 cm diam.	0.6 a	0.1	0.9 a	0.1	0.7 a	0.08	0.5 a	0.1
2.57.6 cm diam.	2.9 a	0.5	3.8 a	0.8	1.8 a	0.4	3.0 a	0.8
>7.6 cm diam. sound	0.5 a	0.3	18.0 b	8.1	3.6 ab	2.0	4.3 ab	1.5
>7.6 cm diam. rotten	11.7 a	2.3	30.3 b	9.2	0.9 a	0.3	2.6 a	1.1
Total woody biomass	15.8 a	2.6	53.2 b	11.8	7.1 a	2.0	10.6 a	2.3
Forest floor depth			cm					
Litter	2.1 a	0.1	2.2 a	0.1	2.0 a	0.2	2.2 a	0.2
Duff	2.2 a	0.2	2.7 a	0.3	0.9 b	0.1	1.1 b	0.1
Herbaceous cover			percent					
	16.5 ab	1.78	10.6 a	1.6	19.7 b	2.1	20.0 b	3.0

DISCUSSION

Patterns of Fire Occurrence

The high frequency of fire in the Sierra Madre Occidental indicates that sources of ignition, weather patterns favorable to fire spread, and adequate contiguous fuels exist across the region. Evidence of both lightning and human-caused ignition (clearings) was observed directly on the study sites, except for site CB. The rates of these sources of direct ignition were apparently relatively low compared to the high frequency of fire (less than 3% lightning scarring of trees; one to several clearings per site), but the general absence of natural or artificial firebreaks around the study sites would permit fires to enter from outside the sites and cross large areas without impediment. The perennial streams forming the downslope boundaries of sites AV and AL were narrow enough (5-10 m) for fires to spot across readily under windy conditions. Roads came close to sites AV, CB, and AL, but they are of recent construction (post-1970) and are also relatively narrow (≈ 3-4 m) and often covered with fine fuels consisting of leaves and needles from the surrounding forest.

Foresters and landowners in the study area believe that most fires are human-caused, resulting from burning of pastures and agricultural fields, clearings, campfires, and smoking. This is a widely-held view in Mexico. Both official statistics (González-Cabán and Sandberg, 1989; Anonymous, 1994) as well as some botanical and ecological studies of Mexican forests (e.g., Loock, 1950; Perry, 1991; Fisher et al., 1995) reflect this attitude, grounded in documented cases of deforestation caused by repeated agricultural burning, primarily in the heavily-populated central Mexican states (Martínez, 1948; Perry, 1991). Prior to Spanish colonization, indigenous inhabitants of the study area, including Acaxee, Xixime, and Tepehuán peoples (Pennington, 1969; Gerhard, 1982), also used fire. Ethnographic studies of the historic Tepehuán (who no longer inhabit the study area) and Rarámuri (Tarahumara) people, who live in similar forest and canyon ecosystems within 100 km of the study area, describe fire use for clearing agricultural fields, hunting, and warfare (Lumholtz, 1902; Pennington, 1963, 1969). Lightning is broadly considered a minor source of ignition both at the national level (Anonymous, 1994) and in the study area (J.G. Paredes Pérez, Forester, personal communication, 1993) because it is generally accompanied by heavy rain and high humidity.

However, lightning is the predominant ignition source in long-needled pine ecosystems of the southwestern U.S. (Swetnam and Betancourt 1990, Swetnam and Baisan 1996) and the role of natural ignitions is probably very significant in maintaining frequent fire regimes in the central Sierra Madre Occidental as well. Lightning ignitions in the study area can smolder until favorable burning conditions return (P.Z. Fulé, personal observation, 1994). Furthermore, the human population of the study area has changed substantially since Spanish colonization, with the indigenous population in the region of the study area falling from an estimated 10,000 in 1,500 A.D. to 500 by 1,700 A.D. (Gerhard, 1982). Although the Spanish city of Santiago Papasquiaro was founded in 1593 A.D. and mining exploration in the Sierra Madre began shortly afterward, Hispanic settlement across much of the central Sierra Madre Occidental was limited until the expansion of *ejido*s after the Second World War. Considering the relatively stable pattern of pre-disruption fires found at the four study sites in this study from approximately 1800 through the 1920's to 1950's, despite low and fluctuating human populations, it seems likely that lightning has been an important ignition source. When longer fire chronologies are developed from the Sierra Madre, more detailed comparisons of changes in fire frequency and human presence can be carried out.

While recent human activities are probably related to the patterns of fire exclusion at the four study sites, specific reasons for the differing patterns of fire exclusion are not known. Fire exclusion at sites AV and CB, and the 29-year fire exclusion period at site SP, may be due to changes in grazing, roads, or agricultural practices and may be associated with the establishment of ejidos. At least some of the recent fires at sites AV, AL, and SP, however, appear to be due to the deliberate burning of clearings.

Climatic factors appear to influence fire regimes in the study area in a manner similar to climate-fire relations in the southwestern United States. Seven of the ten major fire years in Table 5 correspond to years in which positive winter Southern Oscillation index (SOI) extremes were reconstructed from dendrochronological data in the Sierra Madre Occidental by Stahle and Cleaveland (1993). The positive SOI extremes are associated with cold/dry weather conditions, unfavorable for tree growth but possibly conducive to fire. None of the major fire years corresponded to years with negative (warm/wet) SOI extremes (Stahle and Cleaveland, 1993). The major fire years do not match the six major regional fire years

identified by Swetnam and Baisan (1996) in the southwestern United States during the overlapping period of their analysis, 1835-1879, possibly reflecting different patterns of climate and ignition as well as the small sample size (4 sites) of the present study. But the results are generally in agreement with the findings of Swetnam and Betancourt (1990), who showed that area burned in the southwestern United States was greatest in years with high positive SOI values and least in low SOI (El Niño) years. The spring-summer fire season (Table 3) is also similar to southwestern patterns (Swetnam and Baisan, 1996). As additional fire history data are collected in northern Mexico, a more detailed analysis of the climate-fire relationship should be developed to increase understanding of past and present ecological conditions and to improve prediction of short-term and long-term changes in fire frequency and intensity.

Fire and Forest Structure

Forest ecosystem structures appeared to be closely linked to fire patterns at the four study sites. The descriptive comparison among different sites forming a chronosequence of fire exclusion in this study cannot statistically separate fire effects from the variety of other factors influencing forest structure and dynamics. In particular, the mesic site characteristics of site CB (high elevation, north aspect) are distinctly different from those of the drier pine-oak sites, influencing at least the species composition, and probably also affecting tree density and dead woody biomass. However, several broad trends related to recent fire regimes are clear across all sites. First is the trend from relatively open forests of large trees at the recently burned sites AL and SP to the relatively dense forests of small trees at the fire-excluded sites AV and CB. Other differences, discussed above, include regeneration (older understory trees at unburned sites, seedlings at burned sites), age and diameter distributions (dense young trees at unburned sites), dead tree structure (more dead trees, especially small-diameter trees, at burned sites), dead woody biomass loadings (higher fuel loading at burned sites), and herbaceous cover (higher at burned sites). These trends are consistent with the effects of frequent fire in thinning small, young trees and maintaining low levels of woody fuels and duff.

Differences between the recently burned and unburned study sites follow patterns similar to the changes observed in ponderosa pine forest structure of the southwestern U.S. following fire exclusion. Ponderosa pine density at a number of sites in Arizona and New Mexico ranged from 7 to 116 trees/ha prior to Euro-American settlement (summary of reconstructive studies and early forest inventories cited in Covington and Moore [1994b]). Due to the exclusion of fire and reduced herbaceous competition, modern tree densities are much higher. The average ponderosa pine density in Arizona in 1985 was 776 trees/ha (Garrett et al., 1990), but an unmanaged ponderosa "natural area" increased far more, from 61 trees/ha in 1876 to 3,098 trees/ha in 1992 (Covington et al., 1997). The probable changes in forest density due to fire exclusion inferred from the present study have a smaller range, with the two recently burned sites (AL and SP) averaging 602 trees/ha and the two fire-excluded sites (AV and CB) averaging 2,137 trees/ha, about 3.5 times higher. But the direction of change in density and other associated structural attributes, such as increased fuel loading, parallel those of the dense U.S. ecosystems which now support high-intensity, stand-replacing wildfires over thousands of hectares (Covington et al., 1994).

Fire exclusion impacts have received relatively little attention in Mexico. Although beneficial aspects of fire as a silvicultural tool and as a natural ecological disturbance factor have been recognized within the scientific community (Sánchez and Dieterich, 1983; Rodríguez and Sierra, 1992; Alanís-Morales, 1996), public perceptions have been influenced by anti-fire publicity (Rodríguez and Sierra, 1992). The present situation in northern Mexico may be analogous to that of the western U.S. about 50 years ago. Several observers had already noted deleterious effects of fire exclusion (e.g., Leopold 1924, Weaver 1943), but these reports were often met with skepticism by foresters. For example, when Harold Weaver (1951) called for increased application of prescribed fire, the Journal of Forestry found the topic sufficiently controversial to solicit a rebuttal. In recent decades, however, the attention of land managers and the public in the U.S. has been focused on the hazards of fire exclusion as a result of increasingly large, destructive, and costly wildfires in fire-excluded ecosystems (Swetnam, 1990; Covington et al., 1994).

By contrast, in Mexico large high-intensity fires are still rare, perhaps as a consequence of low fuels from frequent burning, relatively short periods of fire exclusion, and a mosaic of forest patches burned at different times, analogous to the chaparral patterns in Baja California Norte (Minnich, 1983). A recent government report on national wildfire status (Anonymous, 1994) described Mexican forest fires as affecting the herbaceous vegetation but only rarely the tree crowns.[3] Because of the relatively fewer firefighting resources available in Mexico, compared with the high historic investment in fire suppression in the U.S., fire exclusion periods extending to 100 or more years may not become common in the Sierra Madre Occidental. But wildfires are likely to become larger and more severe as fire exclusion periods lengthen and fuels accumulate. The high overstory densities and heavy fuel loading observed at the fire-excluded sites in this study are likely to support high-intensity fire with extensive tree mortality. Taking site SP as an example of the return of fire to a fire-excluded ecosystem, if the densities of recently-killed trees and living trees are summed as a rough approximation of forest density after 29 years of fire exclusion (total 914 trees/ha), the 1984 and 1993 fires killed up to 40% of the trees at the site. Despite this tree mortality, the ecosystem at site SP remains a pine-oak forest. The outcome of the next wildfire at sites AV and CB may be different, as these fire-excluded sites have overstory densities 150% to 300% that of site SP, as well as very high woody fuel loading, so high-intensity fire could lead to heavy mortality or deforestation. The hazard is augmented through fuel structures such as flammable rotten wood, deep forest floors which burn slowly with extended periods of lethal temperatures, and fuel ladders composed of smaller and mid-sized trees that carry fire into the overstory crowns.

Further fire ecology research and increased application of innovative fire management practices such as prescribed burning will be invaluable in helping to reconcile the paradoxical nature of fire, seen both as an essential ecological process and as the destroyer of the forest. The contradictory nature of these perspectives on fire is evident in the Sierra Madre Occidental. As populations rise and as the infrastructure needed for timber exploitation is developed, landowners and foresters have become increasingly aware of timber values and have initiated extensive campaigns to prevent, detect, and suppress forest fires. *Ejido* members at the studied areas are proud of their contributions to fire prevention and suppression crews (P.Z. Fulé, personal observation, 1994). However, the regime of frequent,

[3] "En México los incendios forestales son de tipo superficial; es decir, afectan vegetación herbácea y rara vez la copa de los árboles."

low-intensity fire which has prevailed till recently in these forests is a key ecological process contributing to the present health and low destructive potential of fuels in many of these forests today (Leopold, 1937, Marshall, 1962, Fulé and Covington, 1994, Baisan and Swetnam, 1995). Another example of a problematic fire paradigm is expressed in a recent study which concluded that these northern states are becoming deforested because the area reforested (i.e., planted) is a tiny fraction of the area burned (Fisher et al., 1995); this deforestation argument is based on the unsubstantiated assumption of complete tree mortality from fire. While the authors appear to be motivated by a wish to preserve these unique ecosystems, the present study and numerous others suggest that the unintended consequence of a fire exclusion approach to preservation is likely to be the replacement of frequent low-intensity fires with infrequent, high-intensity, stand-killing fires. We recommend further research in the ecology of fire and the potential for application of prescribed fire as a tool for management and conservation of these unique and diverse ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Ejido Salto de Camellones, the Ejido Topia, and the Ejido Hacienditas for permission to sample the study sites. The Unión de Ejidos y Comunidades "General Emiliano Zapata", the Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal Integral (UCDFI) #12 "Topia" and UCDFI #2 "Santiago Papasquiaro", Carlos Zapata Pérez, and Daniel Trujano Thome provided extensive and invaluable assistance and cooperation. Reynaldo Hernández aided in establishing the project. Field work was carried out under sometimes difficult conditions with the help of Brad Ruess, J. Guadalupe Paredes Pérez, Martín Lozano Vargas, Jerónimo Corral Chaidez, Fernando Salazar Jimenez, Angel Almodovar Varela, Armando Alanís de la Rosa, José Luis Leco Romero, Valentín Reyes Hernández, and Marcelo Hernández Martínez. Dr. M. Socorro González Elizondo identified several plant specimens and gave taxonomic clarification. Amy Martin Waltz, John Paul Roccaforte, and Joy Nystrom Mast assisted with laboratory analysis. Weather records were provided by Minera Mexicana La Ciénega, S.A. de C.V. Financial and in-kind support for data collection was provided by the Unión de Ejidos y Comunidades "General Emiliano Zapata" and the Northern Arizona University School of Forestry. This research was supported by grants from the USDA Forest Service, Pacific Northwest Experiment Station, Global Environmental Protection program (cooperative agreement PNW 93-0456), the National Science Foundation (DEB-9322706 and INT-9417560), and the USDI Bureau of Land Management, Arizona State Office (cooperative agreement 1422-A950-A6-001).

REFERENCES

Alanís-Morales, H. 1996. Prescribed fire in the pine forests of northwestern Chihuahua. In: Ffolliott, P. F., L. F. DeBano, M. B. Baker, Jr., G. J. Gottfried, G. Solis-Garza, C. B. Edminster, D. F. Neary, L. S. Allen and R. H. Hamre (tech. coords.). Effects of fire on Madrean Province ecosystems. A symposium proceedings. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-289. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. pp. 193-194.

Allen, C. D., R. Touchan and T. W. Swetnam. 1995. Landscape-scale fire history studies support fire management action at Bandelier. Park Science 15(3):18-19.

Anonymous, 1994. National fire statistics. SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidraúlicos). Presented at the Fifth Mexico/United States Symposium, Partnerships for Sustainable Forest Ecosystem Management. October 17-20, 1994. Guadalajara, Jalisco, Mexico.

Arno, S. F. and K. M. Sneck. 1977. A method for determining fire history in coniferous forests of the Mountain West. USDA Forest Service General Technical Report INT-42. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT. 28 pp.

Arno, S. F., E. D. Reinhardt and J. H. Scott. 1993. Forest structure and landscape patterns in the subalpine lodgepole pine type: a procedure for quantifying past and present conditions. USDA Forest Service General Technical Report INT-294, Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT. 17 pp.

Arno, S. F., J. H. Scott and M. G. Hartwell. 1995. Age-class structure of old growth ponderosa pine/ Douglas-fir stands and its relationship to fire history. USDA Forest Service Research Paper INT-RP-481. Intermountain Research Station. Ogden, UT. 25 pp.

Baisan, C. H. and T. W. Swetnam. 1990. Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, USA. Canadian Journal of Forest Research 20: 1559-1569.

Baisan, C. H. and T. W. Swetnam. 1995. Historical fire occurrence in remote mountains of southwestern New Mexico and northern Mexico. In: Brown, J. K., R. W. Mutch, C. W. Spoon and R. H. Wakimoto (tech. coors.). Proceedings: Symposium on Fire in Wilderness and Park Management. USDA Forest Service General Technical Report INT-GTR-320, Intermountain Research Station, Ogden, UT. pp. 153-156.

Barton, A. M. 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in montane pines in Arizona. Ecological Monographs 63(4): 367-397.

Biswell, H. H. 1972. Fire ecology in ponderosa pine--grassland. Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference 12: 69-96.

Bojórquez-Tapia, L. A., L. A. Peña, C. Alvarez, I. Azuara, M. Alquicira and A. Ramírez. 1995. Conservation of Madrean Archipelago and regional forest development projects in Mexico. In: DeBano, L.F., and P.F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994. Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 206-213.

Brown, J. K. 1974. Handbook for inventorying downed woody material. United States Department of Agriculture Forest Service General Technical Report INT-16. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT. 24 pp.

Bye, R. 1995. Prominence of the Sierra Madre Occidental in the biological diversity of Mexico. In: DeBano, L.F., and P.F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994. Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 19-27.

Chou, Y. H., R. A. Minnich and R. J. Dezzani. 1993. Do fire sizes differ between southern California and Baja California? Forest Science 39: 835-844.

Cooper, C. F. 1960. Changes in vegetation, structure, and growth of southwestern pine forests since white settlement. Ecology 42: 493-499.

Conkle, M. T. and W. B. Critchfield. 1988. Genetic variation and hybridization of ponderosa pine. In: Baumgartner, D.M., and J.E. Lotan (eds.). Ponderosa Pine: The species and its management. Symposium Proceedings, September 29-October 1, 1987, Spokane, WA. Washington State University. Pp. 27-44.

Covington, W. W. and M. M. Moore. 1994a. Southwestern ponderosa forest structure and resource conditions: changes since Euro-American settlement. Journal of Forestry 92(1): 39-47.

Covington, W. W. and M. M. Moore. 1994b. Postsettlement changes in natural fire regimes: ecological restoration of old-growth ponderosa pine forests. Journal of Sustainable Forestry 2: 153-181.

Covington, W. W., R. L. Everett, R. W. Steele, L. I. Irwin, T. A. Daer and A. N. D. Auclair. 1994. Historical and anticipated changes in forest ecosystems of the Inland West of the United States. Journal of Sustainable Forestry 2: 13-63.

Covington, W. W., P. Z. Fulé, M. M. Moore, S. C. Hart, T. E. Kolb, J. N. Mast, S. S. Sackett and M. R. Wagner. 1997. Restoration of ecosystem health in southwestern ponderosa pine forests. Journal of Forestry 95(4): 23-29.

Day, R. W. and G. P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecological Monographs 59(4): 433-463.

DeBano, L. F., and P. F. Ffolliott. 1995. The sky island conference: looking back, looking ahead. In: DeBano, L.F., and P. F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 1-5.

Dieterich, J. H. 1983. Fire history of southwestern mixed conifer: a case study. Forest Ecology and Management 6: 13-31.

Dieterich, J. H. and T. W. Swetnam. 1984. Dendrochronology of a fire-scarred ponderosa pine. Forest Science 30: 238-247.

Felger, R. S. and M. F. Wilson. 1995. Northern Sierra Madre Occidental and its Apachian outliers: a neglected center of biodiversity. In: DeBano, L. F. and P. F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 36-59.

Fisher, J. T., P. A. Glass and J. T. Harrington. 1995. Temperate pines of northern Mexico: their use, abuse, and regeneration. In: DeBano, L. F. and P. F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 174-179.

Fulé, P. Z. and W. W. Covington. 1994. Fire regime disruption and pine-oak forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. Restoration Ecology 2(4): 261-272.

Fulé, P. Z. and W. W. Covington. 1996. Changing fire regimes in Mexican pine forests: ecological and management implications. Journal of Forestry 94(10): 33-38.

Garrett, L. D., B. E. Fox and W. F. Stansfield. 1990. An assessment of Arizona's timber resources and forest products industry. Report to the State of Arizona, Department of Commerce. On file at School of Forestry, Northern Arizona University. Flagstaff, AZ. 61 pp.

Gerhard, P. 1982. The north frontier of New Spain. Princeton University Press. Princeton, NJ. 453 pp.

González-Cabán, A. and D. V. Sandberg. 1989. Fire management and research needs in Mexico. Journal of Forestry 87: 20-26.

González, M., S. González and Y. Herrera. 1991. Listados floristicos de México. IX. Flora de Durango. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 167 pp.

González, S., M. González and A. Cortés. 1993. Vegetación de la reserva de la biósfera "La Michilía," Durango, México. Acta Botánica Mexicana 22: 1-104.

Grissino-Mayer, H. D. 1995. Tree-ring reconstructions of climate and fire history at El Malpais National Monument, New Mexico. PhD. Dissertation, University of Arizona. Tucson, AZ. 407 pp.

Grissino-Mayer, H. D. and R. L. Holmes. 1993. International Tree-Ring Data Bank Program Library. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona. Tucson, AZ.

Grissino-Mayer, H. D., C. H. Baisan and T. W. Swetnam. 1994. Fire history and age structure analyses in the mixed conifer and spruce-fir forests of Mount Graham. Final Report, Mount Graham Red Squirrel Study Committee, US Fish and Wildlife Service. Phoenix, AZ. 73 pp.

Grissino-Mayer, H. D., C. H. Baisan and T. W. Swetnam. 1995. Fire history in the Pinaleno Mountains of southeastern Arizona: effects of human-related disturbances. In: DeBano, L. F. and P. F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 399-407.

Guízar, E., A. Benítez and O. Bravo. 1992. La vegetación de la Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal "Topia", Durango. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 42 pp.

Harlan, T. 1973. Tree-ring chronology 43964 (La Cienega, Durango, Mexico). Laboratory of Tree-Ring Research, The University of Arizona. Tucson, AZ.

Holling, C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. Ecological Monographs 62: 447-502.

Johnson, E. A. 1992. Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, New York. 129 pp..

Kolb, T. E., M. R. Wagner and W. W. Covington. 1994. Concepts of forest health. Journal of Forestry 92: 10-15.

Leopold, A. 1937. Conservationist in Mexico. American Forests 37: 118-120, 146.

Loock, E. E. M. 1950. The pines of Mexico and British Honduras. L.S. Gray and Company, Johannesburg, South Africa. 244 pp.

Lumholtz, C. 1902. Unknown Mexico. Scribner, New York, N. Y.

Lundquist, J. E. 1995. Pest interactions and canopy gaps in ponderosa pine stands in the Black Hills, south Dakota, USA. Forest Ecology and Management 74: 37-48.

Marshall, J. T. Jr. 1957. Birds of pine-oak woodland in southern Arizona and adjacent Mexico. Pacific Coast Avifauna 32: 1-125.

Marshall, J. T. Jr. 1962. Land use and native birds of Arizona. Journal of the Arizona Academy of Science 2: 75-77.

Martínez, M. 1948. Los pinos mexicanos. Segunda edición, aumentada considerablemente. Ediciones Botas. México, D.F. 361 pp.

Maser, C., R. G. Anderson, K. Cromack, Jr., J. T. Williams and R. E. Martin. 1979. Dead and down woody material. In: Wildlife habitats in managed forests--the Blue Mountains of Oregon and Washington. USDA Agricultural Handbook 553. Washington, D.C. Pp. 78-95.

McCune, B. 1988. Ecological diversity in North American pines. American Journal of Botany 75(3): 353-368.

Minnich, R. A. 1983. Fire mosaics in southern California and northern Baja California. Science 219: 1287-1294.

Minnich, R. A. 1993. Reconstruction and analysis of forest and brushland fire histories using aerial photograph sequences and geographic information systems. In: Proceedings of the Thirteenth Annual ESRI User Conference. Redlands, CA. Pp. 403-418.

Minnich, R. A., M. G. Barbour, J. H. Burk and R. F. Fernau. 1995. Sixty years of change in Californian conifer forests of the San Bernadino Mountains. Conservation Biology 9(4): 902-914.

Pennington, C. W. 1963. The Tarahumar of Mexico. University of Utah Press. Salt Lake City, UT. 267 pp.

Pennington, C. W. 1969. The Tepehuan of Chihuahua: Their material culture. University of Utah Press. Salt Lake City, UT. 413 pp.

Perry, J. P. Jr. 1991. The pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland. 231 pp.

Rodríguez, D. A. and A. Sierra. 1992. Bosquejo histórico sobre diversos aspectos de los incendios forestales en México. Ciencia Forestal en México 17: 115-174.

Rogers, J. J., J. M. Prosser, L. D. Garrett and M. G. Ryan. 1984. ECOSIM: A system for projecting multiresource outputs under alternative forest management regimes. USDA Forest Service, Administrative Report, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, CO. 167 pp.

Sánchez, J. and J. H. Dieterich. 1983. Efecto de quemas controladas en *Pinus durangensis* en Madera, Chihuahua. Nota Técnica No. 9. CIFONOR-INIF. S.F.F., S.A.R.H., México D.F. 9 pp.
Sánchez, J. and G. Zerecero. 1983. Método práctico para calcular la cantidad de combustible leñoso y hojarasca. Nota Técnica No. 3. CIFONOR-INIF. S.F.F., S.A.R.H., México D.F. 16 pp.
Stahle, D. W. and M. K. Cleaveland. 1993. Southern Oscillation extremes reconstructed from tree rings of the Sierra Madre Occidental and southern Great Plains. Journal of Climate 6: 129-140.
Stokes, M. A. and T. L. Smiley. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press. Chicago. 73 pp..
Swetnam, T. W. 1990. Fire history and climate in the southwestern United States. In: Krammes, J.S. (tech. coor.). Effects of Fire Management of Southwestern Natural Resources. Proceedings of the Symposium. November 15-17, 1988, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-191, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 6-17.
Swetnam, T. W. and C. H. Baisan. 1996. Historical fire regime patterns in the southwestern United States since AD 1700. In: Allen, C. D. (ed.). Proceedings of the 2nd La Mesa Fire Symposium. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-286, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 11-32.
Swetnam, T. W. and J. L. Betancourt. 1990. Fire--Southern Oscillation relations in the southwestern United States. Science 249: 1017-1020.
Swetnam, T. W. and J. H. Dieterich. 1985. Fire history of ponderosa pine forests in the Gila Wilderness, New Mexico. In: Lotan, J. E., B. M. Kilgore, W. C. Fischer and R. W. Mutch (tech. coors.). Proceedings--Symposium and Workshop on Wilderness Fire. November 15-18, 1983, Missoula, MT. USDA Forest Service General Technical Report INT-182, Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT. Pp. 390-397.
Tabachnick, B. G. and L. S. Fidell. 1983. Using Multivariate Statistics. Harper & Row, Publishers, Inc., New York, NY. 509 pp.
Thomas, J. W., R. G. Anderson, C. Maser and E. L. Bull. 1979. Snags. In: Wildlife habitats in managed forests--the Blue Mountains of Oregon and Washington. USDA Agricultural Handbook 553. Washington, D.C. Pp. 60-77.
Toledo, V. M. and M. J. Ordóñez. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: a review of terrestrial habitats. In: Ramamoorthy, T. P., et al. (eds). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press. New York. Pp. 757-778.
Villanueva-Díaz, J. and G. R. McPherson. 1995. Forest stand structure in mountains of Sonora, Mexico, and New Mexico, USA. In: DeBano, L. F. and P. F. Ffolliott (tech. coors.). Biodiversity and management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. September, 19-23, 1994, Tucson, AZ. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-264, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins, CO. Pp. 416-423.
Weaver, H. 1943. Fire as an ecological and silvicultural factor in the ponderosa pine region of the Pacific Slope. Journal of Forestry 41(1): 7-15.
Weaver, H. 1951. Fire as an ecological factor in the southwestern ponderosa pine forests. Journal of Forestry 49: 93-98.
Weaver, T. 1993. Public and private policy making and forestry development in northern Mexico. Paper presented at the meeting of the Society for Applied Anthropology, March 11, 1993, San Antonio, TX.
Wilkinson, L. 1988. SYSTAT: The System for Statistics. SYSTAT Inc., Evanston, IL.
Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, NJ. 718 pp.

Esta revista aparece gracias
al apoyo económico otorgado por
el Consejo Nacional de Ciencia
y Tecnología, México.

Toda correspondencia referente a
suscripción, adquisición de
números o canje, debe dirigirse a:

ACTA BOTANICA MEXICANA

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán
México

Suscripción anual:

México N$ 40.00
Extranjero $ 15.00 U.S.D.